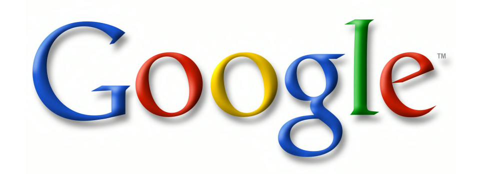
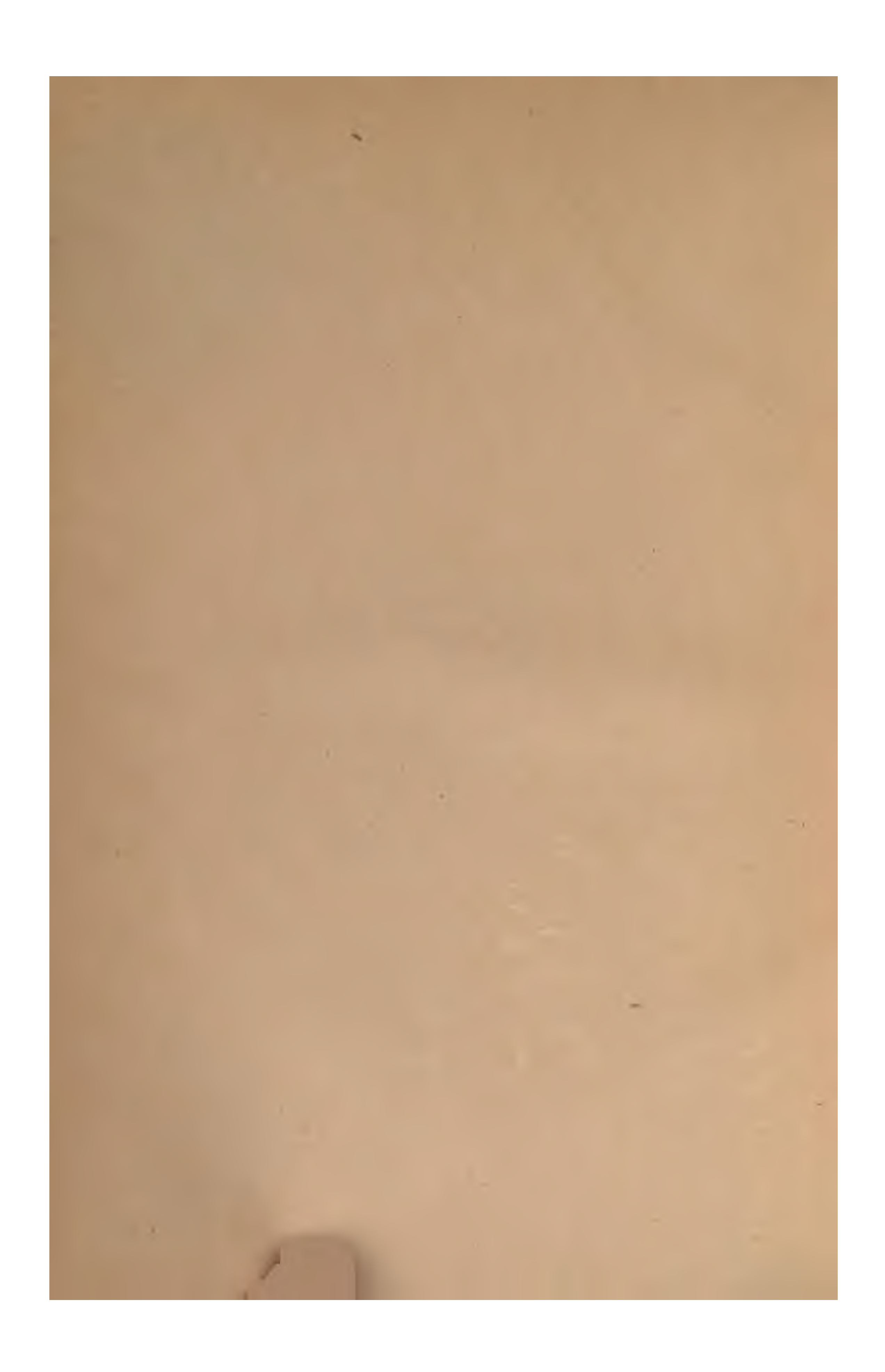





STANFORD UNIVERSITY
LIBRARIES





STUDIEN

ZUR

DESCENDENZ-THEORIE.

I.

UEBER DEN

SAISON-DIMORPHISMUS

DER

SCHMETTERLINGE

VON

DR. AUGUST WEISMANN,

PROFESSOR IN FREIBURG I. BR.

MIT ZWEI FARBENDRUCKTAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1875.

(Separat-Abdruck aus den Annali del Museo Civico di Genova Vol. VI.)

VORWORT.

Als ich mir vor einer Reihe von Jahren die Aufgabe stellte, die noch wenig beachtete Erscheinung des Saison-Dimorphismus einer eingehenden Untersuchung zu unterwerfen, bestimmte mich dazu nicht blos das Interesse, welches sich an die Auflösung eines jeden Räthsels in den Naturerscheinungen knüpft, sondern ich glaubte, es müsse möglich sein, von diesem Punkte aus einen Schritt vorwärts zu thun in der Frage nach der Umbildung der Arten.

Wenn es gelang, diese einzelne Erscheinung von Doppelgestaltigkeit auf ihre Ursachen zurückzuführen, so war die Frage nach der Artbildung doch immerhin insoweit gefördert, als damit wenigstens eine der Ursachen blossgelegt und einer der Wege aufgedeckt war, durch welche und auf welchen neue Formen entstehen. Und dies musste auch dann noch werthvoll scheinen, wenn es sich dabei herausgestellt hätte, dass nicht neue und bisher übersehene Ursachen der Erscheinung zu Grunde liegen, sondern bereits als wirkend anerkannte. Ich wenigstens bin der Meinung, dass es im Augenblicke weit weniger Aufgabe der Forschung ist, neuen Umwandlungsursachen nachzuspüren, als vielmehr die bekannten in ihrem Einfluss gegeneinander abzuwägen und die Art und Weise im Näheren festzustellen, wie sie wirken.

Die Wege, auf welchen ich das vorgesteckte Ziel zu erreichen suchte, wechselten im Laufe der Untersuchung.

Ich begann mit dem Versuch, neue Formen künstlich hervorzurufen, wobei denn die umbildenden Factoren das Bekannte, die Umwandlungsprodukte aber die gesuchte Grösse waren. Dies gelang, und fast schien es, als sei damit die Frage abgeschlossen, die Erscheinung des Saison-Dimorphismus auf ihre Ursachen zurückgeführt. Aber weitere Versuche zeigten, dass nicht immer und unausbleiblich die betreffende Umwandlung den Einwirkungen folgte, welchen ich sie zugeschrieben hatte.

So wurde es nöthig, vom synthetischen auf den analytischen Weg überzugehen und von den festgestellten Umwandlungen aus nun wiederum rückwärts nach ihren eigentlichen Ursachen zu forschen.

Dass bei solchen Untersuchungen häufig ein genaues Eingehen auf unscheinbare Einzelheiten unvermeidlich war, leuchtet ein. Auch in der Darstellung konnten sie nicht ganz vermieden werden, wenn auch die specielle Darlegung der einzelnen Versuche in einen besondern Abschnitt am Schlusse verwiesen wurde.

Uebrigens ist ja der Werth und die Bedeutung, welche wir einer Thatsache beilegen, immer nur ein relativer und kann einzig und allein gemessen werden nach dem Masse von Einsicht, von neuer Erkenntniss, welches sie uns gewährt. Ich hoffe von Neuem zeigen zu können, was vor mir schon Andere (Wallace, Bates, Darwin) bewiesen haben, dass auch so unscheinbare Einzelheiten, wie kleine Schwankungen in Färbung und Zeichnung eines Schmetterlings unter Umständen uns zur Erkenntniss allgemeiner Gesetze führen können.

I. Bedeutung und Entstehung des Saison-Dimorphismus.

Die Erscheinung, welche hier einer näheren Untersuchung unterworfen werden soll, ist schon seit geraumer Zeit bekannt. In den dreissiger Jahren dieses Jahrhunderts wurde nachgewiesen, dass zwei bisher als besondere Arten aufgeführte Formen der Schmetterlings-Gattung *Vanessa* trotz ihrer sehr verschiedenen Färbung und Zeichnung in Wahrheit ein und derselben Art angehören, dass also diese Art dimorph ist, doch so, dass die beiden Formen, unter welchen sie auftritt, nicht gleichzeitig erscheinen, sondern zu verschiedenen Jahreszeiten, die eine im ersten Frühling, die andere im Sommer. Wallace hat später diese Art des Dimorphismus mit dem Namen des Saison-Dimorphismus belegt, ein Wort, dessen heterogene Zusammensetzung dem Philologen Schauder erregen mag, das aber doch nach Möglichkeit kurz und verständlich ist, und welches ich deshalb beibehalte.

Die Vanessa-Art, bei welcher die Entdeckung des Saison-Dimorphismus gemacht wurde, trug vorher die beiden Species-Namen, *V. Levana* und *Prorsa*. Letztere ist die Sommer-, Erstere die Winterform; der Unterschied zwischen Beiden ist auch für den Laien so gross, dass es schwer fällt, an die Zusammengehörigkeit beider Formen zu glauben. *Levana* (Fig. 1 u. 2) ist braungelb mit schwarzen Flecken und Strichen, *Prorsa* (Fig. 5 u. 6) tief schwarz mit einer breiten weissen Binde über beide Flügel. Dennoch ist die Thatsache, dass beide nur Winter-und Sommergeneration derselben Art sind, unzweifelhaft richtig. Ich habe selbst zu wiederholten Malen aus den Eiern der *Levana* die Prorsaform erzogen und aus den Eiern der *Prorsa* umgekehrt wieder die Levanaform.

Seit der Entdeckung dieser Thatsache sind nun noch ziemlich zahlreiche ähnliche Fälle nachgewiesen worden. So zeigte P. C. Zeller (1) durch Züchtungsversuche, dass zwei in Zeichnung und Färbung, wie besonders auch in Grösse sehr verschiedene Bläulinge, welche bisher als *Lycaena Polysperchon* und *L. Amyntas* aufgeführt worden waren, nur Winter-und Sommer-Generationen ein und derselben Art sind, und der ausgezeichnete Lepidopterologe D.r Staudinger (2) wies dasselbe nach für die den Mittelmeerländern angehörenden Weisslingsformen *Anthocharis Belia* Esp. und *A. Ausonia* Hb.

Derartige Fälle, bei welchen die Unterschiede zwischen Winter-und Sommer-Form so gross sind, dass man sie als besondere Arten in den systematischen Werken anführte, sind indessen nicht häufig; ich kenne deren nur fünf. Geringere Unterschiede, solche vom systematischen Werthe der blossen Varietät kommen viel öfter vor. So ist Z. B. für viele unserer gemeinsten Schmetterlinge aus der Familie der Weisslinge Saison-Dimorphismus nachgewiesen, doch sind die Unterschiede in Zeichnung und Färbung nur bei einiger Auf-

(1) « Über die Artrechte des *Polyommatus Amyntas* und *Polysperchon* » Stett. ent. Zeit. 1849, T. 10, p. 177-182.

(2) « Die Arten der Lepidopteren-Gattung *Ino* Leach nebst einigen Vorbemerkungen über Localvarietäten » Stett. ent. Zeit. 1862, T. 23, p. 342.

merksamkeit zu bemerken, und bei noch anderen Arten, z. B. dem gemeinsten unsrer Bläulinge, *Lycaena Alexis* sind sie so gering, dass auch der Kundige scharf zusehen muss, um sie zu erkennen. Man würde somit leicht ganze Reihen von Arten zusammenstellen können, welche den Übergang von völliger Übereinstimmung beider Generationen durch kaum zu bemerkende Unterschiede hindurch bis zu Differenzen im Werthe von Varietäten und schliesslich von Arten veranschaulichten.

Auch solche Fälle mit geringen Unterschieden zwischen den beiderlei Generationen sind nicht sehr häufig; ich kenne unter den europäischen Tagfaltern etwa zwölf, doch liessen sich bei besonders darauf gerichteter Aufmerksamkeit wohl noch einige weitere dazu finden. Auch bei Nachtschmetterlingen soll Saison-Dimorphismus vorkommen, ohne dass ich indessen im Stande wäre, nähere Angaben darüber zu machen; meine eigenen Beobachtungen beziehen sich nur auf Tagschmetterlinge.

Dass andere Insekten-Ordnungen die Erscheinung nicht darbieten, rührt wesentlich daher, dass die meisten nur eine Generation im Jahre hervorbringen; bei den übrigen aber finden sich in der That Formänderungen, welche zwar nicht als reiner Saison-Dimorphismus aufzufassen sind, wohl aber zum Theil von den gleichen Ursachen hervorgerufen sein mögen, wie die später folgende Untersuchung über die Beziehungen des Saison-Dimorphismus zum Generationswechsel und der Heterogenie näher ausführen soll.

Welches sind nun diese Ursachen?

Als ich vor Jahren einmal einem Lepidopterologen meine Absicht mittheilte, über die Ursachen dieses räthselhaften Dimorphismus Untersuchungen anzustellen, in der Hoffnung, aus seinen reichen Erfahrungen Förderung meiner Absicht zu gewinnen, erhielt ich die halb entrüstete Antwort « da sei gar Nichts zu untersuchen, es sei eben der specifische Charakter dieser Art, in zwei Gestalten aufzutreten; nach unabänderlichem Naturgesetz wechselten diese zwei Formen in

regelmässiger Folge miteinander ab; damit müsse man sich begnügen ». Von seinem Standpuncte aus hatte der Betreffende ganz Recht, von der alten Specieslehre aus darf nach der Ursache solcher Erscheinungen überhaupt gar nicht gefragt werden.

Ich liess mich jedoch durch diese Abfertigung nicht abschrecken, sondern unternahm eine Reihe von Untersuchungen, deren Resultate ich hier vorlegen will.

Zuerst lag die Vermuthung nahe, ob nicht etwa die Verschiedenheiten der Schmetterlinge sekundärer Natur sei und ihren Grund habe in Verschiedenheiten der Raupen, insbesondere ob nicht etwa die im Frühjahr und die im Herbste aufwachsenden Raupen sich mit verschiedenen Pflanzen ernährten und durch Assimilation verschiedenartiger chemischer Stoffe auch zu verschiedenartigen Farben-Ablagerungen auf den Flügeln des Schmetterlings Anlass gäben. Die letztere Vermuthung widerlegt sich leicht dadurch, dass grade bei der am stärksten dimorphen *Vanessa Levana* überhaupt nur eine Pflanze, *Urtica major*, die grosse Brennessel, als Nahrung dient. Allerdings zeigen grade bei dieser Art auch die Raupen einen sehr scharf ausgesprochenen Dimorphismus, allein derselbe ist kein Saison-Dimorphismus, die beiden Raupenformen wechseln nicht miteinander ab, sondern treten gemischt in jeder Generation auf.

Zum Überfluss habe ich mehrmals den Versuch gemacht und die seltenere gelbbraune Varietät der Raupe getrennt aufgezogen; es entwickelte sich aber aus ihr genau dieselbe Schmetterlingsform, wie aus den gleichzeitig und unter gleichen äussern Bedingungen aufgezogenen schwarzen Raupen. Derselbe Versuch mit demselben Resultat ist schon im vorigen Iahrhundert angestellt worden und zwar von Rösel, dem vortrefflichen Miniaturmaler und Naturbeobachter, dem Verfasser der berühmten und noch heute brauchbaren « Insectenbelustigungen ».

Es fragte sich nun weiter, ob nicht der Erscheinung dieselbe Ursache zu Grunde liege, welcher wir den Wechsel von

Winter-und Sommerkleid bei so vielen Säugethieren und Vögeln zuschreiben, ob der Wechsel von Farbe und Zeichnung nicht hier wie dort auf dem indirekten Einfluss äusserer Lebensbedingungen beruhe, d. h. also auf Anpassung durch Naturzüchtung. Gewiss führen wir mit Recht die weisse Farbe, welche das Schneehuhn im Winter, die graubraune, welche es im Sommer annimmt, auf Anpassung zurück, da beide Färbungen augenscheinlich der Art erheblichen Nutzen bringen müssen.

An und für sich wäre es nicht undenkbar, dass bei Schmetterlingen analoge Erscheinungen vorkämen, mit dem Unterschied, dass der Wechsel in der Färbung nicht an ein und derselben Generation aufträte, sondern alternirend an verschiedenen. Indessen schliesst die Qualität der Färbungs-Unterschiede, welche beim Saison-Dimorphismus vorkommen, diese Deutung auf das entschiedenste aus, und ferner bleibt die äussere Umgebung der Schmetterlinge, mögen sie nun im Frühjahr oder Sommer ausschlüpfen, so sehr die nämliche, dass ein jeder Gedanke, man habe es hier mit verschiedenartigen sympathischen Färbungen zu thun, gänzlich aufgegeben werden muss.

Ich habe schon an einem andern Orte ([1]) darzulegen versucht, dass es für Tagschmetterlinge während des Flugs überhaupt keine schützenden Färbungen gibt, aus dem doppelten Grunde, weil die Farbe des Hintergrundes, auf welchem sie sich darstellen fortwährend wechselt, und weil die flatternde Bewegung auch bei der besten Anpassung an diesen Hintergrund dennoch sofort sie dem Auge ihrer Feinde verrathen würde.

Ich suchte damals auch nachzuweisen, dass unsere, der gemässigten Zone angehörigen Tagfalter überhaupt nur wenige Feinde haben, welche sie im Fliegen verfolgen, dass sie aber vielen Angriffen ausgesetzt sind während ihres Schlafes.

Für letztere Behauptung sei es gestattet, hier einen Beleg

([1]) Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung. Leipzig 1872, S. 55-62.

anzuführen. Im Sommer 1869 brachte ich etwa 70 Schmetterlinge der *Vanessa Prorsa* in einen geräumigen mit Blumen reichlich versehenen Zwinger. Obgleich nun die Thiere sich sehr wohl fühlten, munter bei dem sehr schönen Wetter an den Blumen umherschwärmten, einzelne sogar sich begatteten, und ein Weibchen Eier legte, so fand ich doch von den ersten Tagen an jeden Morgen einige todt und verstümmelt am Boden liegen, und diese Decimirung nahm progressiv zu, viele verschwanden vollständig, ohne dass ich ihre Reste aufzufinden vermochte, und nach neun Tagen waren sie alle bis auf ein einziges Individuum der Wuth ihrer nächtlichen Feinde, vermuthlich Spinnen und Opilioniden, erlegen.

Vor Allem in sitzender Stellung sind also die Tagfalter feindlichen Angriffen ausgesetzt. In dieser Stellung schlagen sie bekanntlich ihre Flügel nach oben zusammen, und es ist klar, dass sympatische Färbungen nur auf der Unterseite ihrer Flügel vorkommen können, wie sich denn solche bei vielen auch unter unsern einheimischen Faltern auf das klarste nachweisen lassen.

Nun zeigen sich aber die Unterschiede grade in den ausgebildetsten Fällen des Saison-Dimorphismus z. B. bei *Vanessa Levana* viel weniger auf der Unter- als auf der Oberseite der Flügel. Die Erklärung durch Anpassung ist also unhaltbar, und ich will mich hier mit einer umständlicheren Widerlegung derselben um so weniger aufhalten als ich glaube, die wirkliche Ursache der Erscheinung nachweisen zu können.

Wenn der Saison-Dimorphismus seinen Grund nicht in der indirecten Einwirkung verschiedener Jahreszeiten hat, so kann derselbe in einer direkten Einwirkung der wechselnden äusseren Lebensbedingungen liegen, die ja ohne Zweifel bei der Wintergeneration andere sind, als bei der Sommergeneration.

Zwei Faktoren sind es vor Allem, von denen ein solcher Einfluss vermuthet werden könnte: Temperatur und Entwicklungsdauer, d. h. Dauer der Puppenzeit. Die Dauer der Raupenperiode konnte ausser Acht gelassen werden, da

diese nur um ein Geringes kürzer ist bei der Wintergeneration, wenigstens bei den zu Versuchen benutzten Arten.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend stellte ich nun während einer längeren Reihe von Jahren Versuche an, die darthun sollten, ob in der That die Zweigestaltigkeit der betreffenden Arten auf direkte Einwirkung der erwähnten Momente zurückzuführen sei.

Die ersten Versuche wurden mit *Vanessa Levana* angestellt. Aus den Eiern der im April ausgeschlüpften Wintergeneration erzog ich Raupen die unmittelbar nach ihrer Verpuppung in einen Eisschrank gebracht wurden, in welchem die Lufttemperatur nur 8-10° R. betrug. Es zeigte sich indessen, dass bei so wenig erniedrigter Temperatur die Entwicklung sich nicht auf beliebige Zeit verzögern lässt; denn als nach vier und dreissig Tagen die Schachtel aus dem Eisschrank herausgenommen wurde, waren alle Schmetterlinge, etwa vierzig an der Zahl, bereits ausgeschlüpft, viele schon todt, andere noch lebend. Der Versuch war jedoch in so weit gelungen, als statt der unter gewöhnlichen Verhältnissen zu erwartenden Prorsaform die meisten Schmetterlinge als sogenannte *Porima* (Fig. 3, 4, 7, 8 und 9) ausgeschlüpft waren, d. h. als eine, zuweilen auch im Freien beobachtete Zwischenform zwischen *Prorsa* und *Levana*, welche mehr oder weniger noch die Zeichnung von *Prorsa* besitzt, aber bereits mit vielem Gelb der *Levana* vermischt.

Es sei hier gleich erwähnt, dass schon im Anfang des vorigen Jahrzehents ähnliche Versuche angestellt wurden und zwar von einem steierischen Entomologen Georg Dorfmeister. Leider entdeckte ich die kurze Mittheilung darüber (1) erst zu einer Zeit, als meine eignen Untersuchungen schon fast beendet waren.

In diesen sehr hübsch ausgedachten, nur etwas zu sehr complicirten Versuchen kommt der Verfasser zu dem Resul-

(1) « Über die Einwirkung verschiedener, während der Entwicklungsperioden angewendeter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge ». Mittheil. des naturwiss. Vereins für Steiermark, 1864.

tat, « dass die Temperatur allerdings auf die Färbung und die dadurch bedingte Zeichnung des künftigen Schmetterlings einen Einfluss ausübe, und zwar den meisten während der Verpuppung ». Durch Herabsetzung der Lufttemperatur während eines Theils der Puppenperiode gelang es dem Verfasser einzelne Porima-Individuen zu erziehen, die meisten Schmetterlinge aber beharrten auf der Prorsa-Form. Dorfmeister setzte die Temperatur noch weniger herab, als es in meinem oben angeführten ersten Versuche geschah, nämlich nur auf 10-11° R., liess die Puppen auch nicht lange Zeit in dieser mässig erniedrigten Temperatur, sondern brachte sie nach 5 1/2-8 Tagen wieder in höhere Temperatur. Daran lag es offenbar, dass er nur in wenigen Fällen Übergangsformen erzielte und dass es ihm niemals gelang, eine völlige Umwandlung der Sommer- in die Winterform hervorzurufen.

In meinen folgenden Versuchen brachte ich die Puppen stets in eine Temperatur von 0-1° R., sie wurden direkt in den Eiskeller gesetzt und erst nach vier Wochen herausgenommen. Ich gieng dabei von der Idee aus, dass vielleicht weniger der Kältegrad, als vielmehr die Verzögerung der Entwicklung die Umwandlung herbeiführe, der erste Versuch hatte aber gezeigt, dass bei 8-10° R. die Schmetterlinge ausschlüpfen, man demnach die Verzögerung der Entwicklung nicht in der Hand behält.

Gleich der folgende in dieser Weise angestellte Versuch (1) ergab ein viel entschiedneres Resultat. Von zwanzig Schmetterlingen hatten sich fünfzehn in *Porima* umgewandelt und unter diesen befanden sich drei, welche der Winterfom (*Levana*) zum verwechseln ähnlich sahen und sich höchstens dadurch von ihr unterschieden, dass ihnen die feine blaue Saumlinie fehlte, welche man bei der ächten *Levana* nur ausnahmsweise vermisst. Fünf Schmetterlinge dagegen waren vollständig unverändert geblieben, das heisst als gewöhnliche Sommerform (*Prorsa*) ausgeschlüpft, sie waren also von der Kälte unbeeinflusst geblieben.

(1) Siehe unten: Versuch 9.

Aus diesem Versuch hatte sich also ergeben, dass durch vierwöchentliche Kälte von 0-1° R. ein grosser Theil der Schmetterlinge sich der Levanaform zuneigt, ja in einzelnen Individuen dieselbe beinahe vollständig erreicht.

Sollte es nun nicht möglich sein, die Umwandlung vollständig zu machen, in dem doppelten Sinne, dass jedes Individuum umgewandelt würde und jedes vollständige Levanaform annähme, nicht blos auf der Übergangsstufe zur *Levana* stehen bliebe? Wenn die Annahme der Prorsa- oder Levanaform rein nur von der direkten Einwirkung der Temperatur oder Entwicklungsdauer abhängt, so musste es gelingen durch Anwendung völlig entsprechender äusserer Einwirkungen, alle Puppen nach Willkür in diese oder jene Schmetterlingsform zu zwingen.

Dies ist nun mit *Vanessa Prorsa* niemals gelungen. Wie in dem soeben mitgetheilten Versuch, so behielten auch in allen folgenden immer einzelne Individuen die Sommerform unverändert bei, andere stellten Übergänge dar und nur sehr wenige wandelten sich so vollständig um, dass man sie für ächte Levana hätte nehmen können. Dagegen gelang eine vollständige Umwandelung, wenigstens der Sommergeneration bei einigen Arten aus der Familie der *Pieriden*.

Die meisten Arten unsrer Weisslinge (*Pieriden*) zeigen die Erscheinung des Saison-Dimorphismus. Winter und Sommerform unterscheiden sich ziemlich auffallend. Bei *Pieris Napi*, mit welcher Art ich vorwiegend experimentirte, fällt die Winterform (Fig. 10 u. 11) durch die sehr starkschwarze Bestäubung der Flügelwurzeln auf der Oberseite auf, während die Flügelspitzen zugleich mehr grau, jedenfalls viel weniger breit und tief schwarz sind als bei der Sommerform; auf der Unterseite liegt die Verschiedenheit hauptsächlich in der oft sehr breiten und dunkeln grünlich schwarzen Bestäubung der Adern der Hinterflügel bei der Winterform, während diese grünschwarzen Streifen bei der Sommerform (Fig. 12 u. 13) nur andeutungsweise vorhanden sind.

Ich setzte nun zahlreiche Individuen der Sommergeneration

unmittelbar nach ihrer Verpuppung in den Eiskeller (0-1° R.), liess sie dort volle drei Monate lang, brachte sie dann (11 September) ins Treibhaus, und dort schlüpften vom 26 September bis 3 Oktober sechzig Schmetterlinge aus, welche alle ohne eine einzige Ausnahme die Charaktere der Winterform an sich trugen, die meisten sogar in ungewöhnlich starkem Grade. Ein so starkes Gelb auf der Unterseite der Hinterflügel und eine so tief schwarzgrüne Bestäubung der Adern, wie sie an diesen Exemplaren die Regel war (siehe z. B. Fig. 10 u. 11) habe ich wenigstens niemals im Freien beobachtet.

Übrigens liessen sich nicht alle durch die Gewächshaus-Temperatur (12-24° R.) zu sofortigem Ausschlüpfen bewegen; eine Partie von Puppen überwinterte vielmehr, allein auch diese gab im nächsten Frühjahr nur Schmetterlinge von der Winterform.

Es war also bei diesem Weissling gelungen, alle Individuen der Sommergeneration in die Winterform zu verwandeln und alle vollständig.

Um so eher durfte man erwarten, dass dasselbe auch bei *V. Levana* möglich sei, und erneute Versuche wurden angestellt, die sich von den früheren nur dadurch unterschieden, dass die Puppen von ihrer Verpuppung an (9-10 Juli) volle zwei Monate im Eiskeller blieben. Allein, wie oben schon angedeutet wurde, das Resultat blieb dasselbe wie früher. Es schlüpften im Gewächshaus ([1]) vom 19 September bis zum 4 Oktober 57 Schmetterlinge aus, welche fast alle der Winterform sehr nahe standen, ohne dass aber auch nur ein einziger die vollständige Levanaform dargestellt hätte; drei zeigten wieder die reine Sommerform (*Prorsa*)!

So wäre es also nicht möglich, bei *Levana* durch Kälte und Verzögerung der Entwicklung die Sommergeneration in allen Individuen und vollständig in die Winterform umzuwandeln. Zwar könnte man einwerfen, die Kälte habe immer

([1]) Siehe unten: Versuch N.° 11.

noch zu kurz eingewirkt, man hätte statt die Puppen zwei Monate auf dem Eis zu lassen, sie sechs Monate dort lassen sollen, so lange etwa, als die Wintergeneration unter natürlichen Verhältnissen im Puppenzustande verharrt. Dieser Einwurf muss als berechtigt anerkannt werden, wenn auch eine derartige Wirkung einer noch länger dauernden Kälte-Periode desshalb unwahrscheinlich ist, weil die Verdoppelung der Kälte-Periode von vier auf acht Wochen keine entscheidende Verstärkung der Umwandlung hervorgerufen hatte ([1]). Ich würde übrigens nicht unterlassen haben, den Versuch in dieser Weise modificirt, noch einmal anzustellen, leider aber konnte ich im Sommer 1873 trotz aller Mühe nicht hinreichend viele Raupen auftreiben.

Die Lücke, die dadurch entsteht, ist übrigens nur von untergeordneter Bedeutung und für die theoretische Anschauung ganz gleichgültig.

Nehmen wir an, der unterlassene Versuch sei gemacht worden, Puppen der Sommergeneration seien durch Kälte in ihrer Entwicklung bis zum nächsten Frühjahr aufgehalten worden und wären dann als vollständige Winterform (Levana) ausgeschlüpft und zwar alle Individuen, so würde dies ganz ebenso, wie der entsprechende Versuch bei *Pieris Napi* zu der Vermuthung berechtigen, dass lediglich die direkte einmalige Einwirkung eines gewissen Masses von Kälte oder von Entwicklungs-Verzögerung im Stande wäre, alle Puppen der Art, von welcher Generation sie auch stammen möchten, zur Hervorbringung der Winterform (*Levana*) zu zwingen. Daraus würde aber weiter folgen, dass im Gegensatz dazu ein gewisses Mass von Wärme mit Nothwendigkeit die Bildung der Sommerform (*Prorsa*) nach sich ziehe, ebenfalls einerlei, von welcher Generation die betreffenden der Wärme ausgesetzten Puppen stammen.

Dieser letzte Satz ist nun aber nicht richtig und da er es nicht ist, so fällt mit ihm auch der

([1]) Vergleiche: Versuch 4, 9 und 11.

erste, einerlei, ob der unterlassene Versuch mit *Prorsa* gelingen würde oder nicht.

Ich habe zu wiederholten Malen den Versuch angestellt, die Winterform durch Anwendung von Wärme in die Sommerform umzuwandeln, aber stets mit demselben negativen Erfolg. Es ist nicht möglich, die Wintergeneration zur Annahme der Sommerform zu zwingen.

V. Levana macht nicht blos zwei Generationen im Jahre, sondern deren drei, sie ist Polygoneuonte [1], wie ich mich ausdrücken möchte; eine Wintergeneration wechselt ab mit zwei Sommergenerationen, deren erste im Juli, die zweite im August fliegt. Diese letztere erst liefert als vierte Generation des Jahres überwinternde Puppen, welche im nächsten Frühjahr (April) als erste Schmetterlingsgeneration und zwar in der Levanaform ausschlüpft.

Solche der vierten Generation angehörende Puppen setzte ich zu wiederholten Malen unmittelbar nach ihrer Verpuppung, zum Theil auch schon während des Raupenlebens ins Gewächshaus, in welchem die Temperatur auch Nachts nie unter 12° R. fiel, bei Tag aber oft bis auf 24° R. stieg.

Immer war das Resultat dasselbe, alle, oder fast alle Puppen überwinterten und schlüpften als Winterform (*Levana*) im nächsten Jahre erst aus und zwar als volle ächte *Levana* ohne jede Spur eines Übergangs zur Prorsaform. Nur ein einziges Mal war eine *Porima* darunter, ein Fall, der später seine Besprechung und wie ich glaube auch seine Erklärung finden wird. Öfter dagegen kam es vor, dass einige der Schmetterlinge noch im Herbst nach etwa vierzehntägiger Puppenruhe ausschlüpften und diese waren dann stets *Prorsa* (Sommerform), und einmal auch eine *Porima*.

Aus diesen Versuchen geht hervor dass gleiche Ursachen (Wärme) verschieden einwirken auf die verschiedenen Gene-

(1) Anm. Es scheint mir sehr nothwendig, ein Wort zur Bezeichnung des Umstandes zu haben, ob eine Art ein, zwei oder mehrere Generationen im Jahre hervorbringt, und ich schlage dafür di Bezeichnung: Mono-Di-und Polygoneuonte vor, von γονευω ich erzeuge.

rationen der *V. Levana*; bei den beiden Sommer-Generationen veranlasst hohe Temperatur stets die Bildung der Prorsaform, bei der dritten aber geschieht dies nur selten und bei einzelnen Individuen, während die grosse Masse unwandelbar stets die Levanaform liefert. Man könnte sagen, dies habe seinen Grund darin, dass diese dritte Generation keine Neigung mehr habe, auf den Einfluss der Wärme hin ihre Entwicklung zu beschleunigen, dass aber bei längerer Puppendauer stets die Levanaform entstehen müsse. Einmal verkürzt sich aber auch bei dieser Generation durch fortgesetzte höhere Temperatur die Puppenzeit ziemlich beträchtlich, bei vielen Individuen wird sie von sechs auf drei Monate herabgesetzt, dann aber ist die betreffende Erklärung im Grunde gar keine Erklärung, sondern einfach eine Umschreibung der Thatsachen, auf die nothwendig die Frage folgen muss, warum denn gerade diese Generation keine Neigung habe, durch den Einfluss der Wärme ihre Entwicklung bis auf vierzehn Tage herab zu beschleunigen, wie es die beiden vorhergehenden Generationen doch als Regel thun?

Die erste Antwort, welche man auf diese Frage geben kann, lautet: Die Ursache dieser verschiedenen Reaction auf gleichen Reiz kann nur in der Constitution, der physischen Natur der betreffenden Generation liegen, nicht aber ausserhalb derselben. Welches ist nun aber der Unterschied in der physischen Natur der beiderlei Generationen?

Aus den bisher mitgetheilten Versuchen geht deutlich hervor, dass Kälte und Wärme nicht die unmittelbare Ursache sein können, warum eine Puppe die Prorsa- oder die Levanaform aus sich entwickelt, liefert doch die letzte Generation überhaupt immer die Levanaform, mag sie nun kalt oder warm behandelt werden, nur die erste und zweite können zum Theil und mehr oder weniger vollkommen zur Annahme der Levanaform bestimmt werden und zwar durch Anwendung von Kälte. Die Kälte ist also bei ihnen mittelbare Ursache der Umwandlung in die Levanaform.

Meine Erklärung der Thatsachen ist folgende. Die Levana form ist die primäre ursprüngliche Gestalt der Art, die Prorsaform die sekundäre, entstanden durch allmälige Einwirkung des Sommerklimas. Wenn wir im Stande sind, viel Individuen der Sommergenerationen durch Kälte in die Winterform zu verwandeln, so beruht dies auf Rückschlag zur Stammform, auf Atavismus, der wie es scheint am leichtesten durch Kälte hervorgerufen wird, d. h. also durch dieselben äusseren Einwirkungen, welchen die Stammform durch grosse Zeiträume hindurch ausgesetzt war und deren Fortdauer bei der Wintergeneration bis heute noch Farbe und Zeichnung der Stammform erhalten hat.

Die Entstehung der Prorsaform aus der *Levana* denke ich mir ungefähr folgendermassen. Dass eine sogenannte Eiszeit während der Diluvialperiode in Europa bestanden hat, ist sicher. Mag dieselbe nun ein wirkliches Polarklima über unsre gemässigte Zone ausgebreitet haben, oder mag nur eine geringere Kälte mit vermehrten athmosphärischen Niederschlägen geherrscht haben, jedenfalls war der Sommer damals kurz und relativ kühl, und die vorhandenen Tagfalter konnten alle nur eine Generation im Jahre hervorbringen, sie waren alle Monogoneuonten. *V. Levana* wird also damals nur in der Levanaform vorhanden gewesen sein ([1]).

Als nun das Klima allmälig wieder wärmer wurde, musste ein Zeitpunkt eintreten, in welchem der Sommer so lange dauerte, dass eine zweite Generation sich einschieben konnte. Die Puppen der Levanabrut, welche bisher den langen Winter über im Schlaf zubrachten, um erst im nächsten Sommer

([1]) Anm. Man könnte hier die Streitfrage aufwerfen, ob diese Art zur Zeit der grössten Kälte überhaupt in Europa vorhanden gewesen sei. Vorausgesetzt dass die Eiszeit unsern Breiten ein förmliches Polarklima brachte, halte ich diesfür sehr unwahrscheinlich, da heute die *Levana* nur bis Lievland gegen Norden hinauf reicht. Allein einmal ist über die Natur des damals herrschenden Klimas das letzte Wort noch nicht gesprochen, un dann, das Fehlen der *Levana* zur Zeit der grössten Kälte vorausgesetzt, wird dieselbe doch so bald von Sibirien kommend bei uns eingewandert sein, als das Klima die Existenz der Art als einer monogoneuontischen gestattete. Aus den schönen Untersuchungen Hoffmann's über die « Isoporien der europäi-

als Schmetterling zu erwachen, konnten jetzt noch während desselben Sommers, in dem sie als Räupchen das Ei verlassen hatten, als Schmetterling umherfliegen und erst die von diesen abgesetzte Brut überwinterte als Puppe.

Somit war jetzt ein Zustand hergestellt, in welchem die eine Generation unter bedeutend andern klimatischen Verhältnissen heranwuchs, als die zweite.

Dies kann nun zwar nicht plötzlich eine so bedeutende Veränderung in Farbe und Zeichnung hervorgebracht haben, wie sie zwischen der Prorsa- und Levanaform heute besteht, wohl aber allmälig.

Dass die Prorsaform nicht plötzlich entstand, geht klar aus obigen Versuchen hervor.

Wäre es der Fall gewesen, so würde dies nichts andres heissen, als dass ein jedes Individuum dieser Art die Fähigkeit besitze, zweierlei Gestalten anzunehmen, je nachdem Wärme oder Kälte auf dasselbe einwirkt, etwa so wie Lakmuspapier sich roth färbt, wenn man es in Säure taucht, blau, wenn in Alkalien. Die Versuche haben aber gezeigt, dass dem nicht so ist, dass vielmehr die letzte Generation eine unvertilgbare Tendenz zur Levanaform in sich trägt und sich davon durch noch so lange anhaltende Wärme nicht abbringen lässt, während die beiden Sommergenerationen eine vorwiegende Tendenz zur Prorsaform aufweisen, wenn sie sich allerdings auch durch längere Einwirkung von Kälte häufig und in verschiedenem Grade zur Annahme der Levanaform bewegen lassen.

Der Schluss scheint mir unabweisbar, dass die Entstehung der Prorsaform eine allmälige war, dass die Umstimmun-

schen Tagfalter» geht mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass diese letzte Ansicht die richtige ist, dass zur Zeit der grössten Kälte sowohl *V. Levana* als die meisten andern unsrer Tagfalter in Europa fehlten und erst später und zwar aus Nordasien einwanderten. Für die hier vorliegende Frage ist es übrigens ganz gleichgültig, ob *V. Levana* während der ganzen Eiszeit ausdauerte oder nicht. Interessant aber wäre es, zu erfahren, ob sie heute im nördlichsten Theil ihres Verbreitungsgebietes in zwei Generationen auftritt oder etwa bloss in einer. Ich habe darüber keine Angaben auffinden können.

gen, welche im Chemismus des Puppenlebens entstanden und schliesslich zur Prorsazeichnung führten, ganz allmälig eintraten, zuerst vielleicht eine Reihe von Generationen hindurch ganz latent blieben, dann in ganz leichten Zeichnungsänderungen sich kund gaben und erst nach langen Zeiträumen die volle Prorsa-Zeichnung hervorriefen. Es scheint mir, dass die angeführten Ergebnisse der Versuche nicht nur sich leicht erklären lassen durch die Annahme einer allmäligen Einwirkung des Klimas, sondern dass diese Annahme überhaupt die einzig zulässige ist. Die Wirkung des Klimas ist offenbar am besten vergleichbar der sogenannten cumulativen Wirkung, welche gewisse Arzneistoffe auf den menschlichen Körper ausüben; die erste kleine Dosis bringt kaum bemerkbare Veränderungen hervor, wird sie aber vielmal wiederholt, so summirt sich die Wirkung es tritt Vergiftung ein.

Diese Vorstellung der Einwirkungsart des Klima 's ist durchaus nicht neu, die meisten Zoologen haben sie sich so vorgestellt; neu ist nur der förmliche Beweis für dieselbe, und weil die angeführten Thatsachen diesen liefern, deshalb scheinen sie mir allerdings bedeutungsvoll. Ich werde bei Besprechung der Klima-Varietäten auf dieselben zurückkommen, und es wird sich dann zeigen, dass auch die Natur der Abänderungen selbst die langsam wirkende Thätigkeit des Klimas bestätigt.

Während nun also beim Übergang der Eiszeit zu dem jetzigen Klima, *V. Levana* aus einem Monogoneuonten allmälig zu einem Digoneuonten wurde, prägte sich zugleich allmälig immer schärfer ein Dimorphismus bei ihr aus, der nur durch Abändern der Sommergeneration entstand, während die Wintergeneration unverändert die primäre Zeichnung und Färbung der Art festhielt.

Als die Sommer später noch länger wurden, konnte sich noch eine dritte Generation einschieben, und die Art wurde Polygoneuonte und zwar in der Weise, dass zwei Sommer- mit einer Wintergeneration abwechselten.

Es soll nun untersucht werden, ob die Thatsachen vollkom-

men mit dieser Theorie stimmen, ob dieselben nirgends in Widerspruch mit ihr stehen, und ob sich alle aus ihr erklären lassen.

Ich will es gleich im Voraus aussprechen, dass dies im vollsten Masse der Fall ist.

Zuerst erklärt die Theorie sehr einfach, warum zwar wohl die Sommergenerationen sich künstlich umwandeln lassen, nicht aber die Wintergeneration; letztere kann unmöglich einen Rückschlag zur Prorsaform machen, da diese weit jünger ist, als sie selbst.

Wenn aber dennoch unter hundert Fällen einer vorkommt, wo eine Puppe der Wintergeneration durch Wärme getrieben, ihre Entwicklung noch vor Eintritt des Winters vollendet und in der Sommerform ausschlüpft ([1]), so ist dies nichts weniger als unerklärlich. Atavismus kann es nicht sein, was hier die Entwicklungsrichtung bedingt, wohl aber sehen wir daraus, dass die Umwandlung der beiden ersten Generationen doch auch bereits eine gewisse Umstimmung in der dritten hervorgerufen haben, die sich eben darin äussert, dass unter günstigen Umständen (Einwirkung von Wärme) einzelne Individuen die Prorsaform annehmen, oder wie man sich auch ausdrücken könnte, dass die alternirende Vererbung, von welcher weiter unten eingehend die Rede sein wird und welche es mit sich bringt, dass die Fähigkeit, Prorsaform anzunehmen, bei der Wintergeneration in der Regel latent bleibt, dann bei einzelnen Individuen zu einer continuirlichen wird.

Es ist wahr, wir haben noch keinerlei Einsicht in das Wesen der Vererbungsvorgänge; und damit ist zugleich die Mangelhaftigkeit dieser Erklärung bezeichnet aber wir kennen doch viele ihrer äusseren Erscheinungsformen, wir wissen bestimmt dass eine dieser Formen darin besteht, dass Eigenthümlichkeiten des Vaters nicht wieder beim Sohne, sondern erst beim Enkel oder noch später wieder auftreten, dass sie

([1]) Siehe unten Versuch N.° 10.

also latent vererbt werden können. Gesetzt nun, es würde eine Eigenthümlichkeit so vererbt, dass sie stets in der ersten, dritten, fünften Generation aufträte, in den zwischenliegenden latent bliebe, so wäre doch nach den bisherigen Erfahrungen der Fall nicht undenkbar, dass die Eigenthümlichkeit ausnahmsweise — d. h. auf eine uns unbekannte Ursache hin — bei einem einzelnen Individuum der zweiten oder vierten Generation aufträte.

Dies entspräche aber vollkommen dem angeführten Falle, in welchem « ausnahmsweise » einzelne Individuen der Wintergeneration Prorsaform annehmen, nur mit dem Unterschied, dass sich hier eine Ursache — die Wärme — angeben lässt, welche das Aufgeben der Latenz dieses Charakters veranlasste, wenn wir auch nicht im Stande sind zu sagen, in welcher Weise die Wärme diese Wirkung ausübt.

Diese Ausnahmen von der Regel sind also kein Einwurf gegen die Theorie. Sie geben uns im Gegentheil einen Fingerzeig, dass, nachdem einmal eine Prorsageneration sich gebildet hatte, die allmälige Einschiebung einer zweiten Prorsageneration durch das Vorhandensein der ersten erleichtert worden sein mag. Ich zweifle nicht, dass auch im Freien zuweilen einzelne Individuen von Prorsaform noch im September oder Oktober ausschlüpfen, aber erst wenn unser Sommer sich noch um einen oder zwei Monate verlängern würde, könnten diese den Grund zu einer dritten Sommergeneration legen, wie eine zweite jetzt bereits vollendete Thatsache geworden ist, erst dann nämlich würden sie nicht nur ausschlüpfen, sondern auch Zeit zur Fortpflanzung, zum Absetzen der Brut und diese Brut Zeit zum Heranwachsen bekommen.

Gewiss muss unterschieden werden zwischen der ersten Feststellung einer neuen Klimaform und zwischen deren Übertragung auf neu sich einschiebende Generationen. Ersteres erfolgt wohl immer sehr langsam, Letzteres mag in etwas beschleunigtem Tempo geschehen können.

In Betreff der Zeitdauer, welche nöthig ist, damit klima-

tische Einflüsse eine neue Form hervorbringen oder damit eine bereits fixirte neue Form auf eine folgende Generation durch Vererbung übertragen werde, kommen grosse Verschiedenheiten vor, je nach der physischen Natur der Art und des Individuums.

Wie verschieden die individuellen Neigungen in dieser Hinsicht sind, geht schon aus den mitgetheilten Versuchen mit Prorsa hervor.

In dem Versuch N.° 12 gelang es nicht, unter etwa 70 Individuen auch nur bei einem einzigen statt der Levana-die Prorsaform zu substituiren, oder mit andern Worten: die alternirende Vererbung in kontinuirliche zu verwandeln, während in den entsprechenden Versuchen früherer Jahre (z. B. Versuch 10) von einer etwa ebenso grossen Anzahl Puppen drei als *Prorsa* und eine als *Porima* ausflog. Man könnte die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens in äussern Momenten suchen wollen, allein man reicht damit nicht aus zur Erklärung der Thatsachen. Man könnte z. B. vermuthen, dass sehr viel davon abhinge, zu welcher Periode des Puppenschlafes die Einwirkung erhöhter Wärme beginne, ob am ersten, oder am dreissigsten, oder hundertsten Tag nach der Verpuppung, und diese Vermuthung ist insofern auch ganz richtig, als in den beiden letzten Fällen die Wärme keine andere Wirkung mehr haben kann, als die, das Ausschlüpfen des Schmetterlings um Einiges zu beschleunigen, nicht aber die, die Levanaform in *Prorsa* umzuwandeln. Ich habe zu wiederholten Malen grosse Mengen von Levanapuppen der dritten Generation im Laufe des Winters der Zimmer- oder einer noch höheren Temperatur ausgesetzt (1) (bis zu 26° R.), aber nie Prorsa erhalten.

(1) Anm. Wenn Dorfmeister bemerkt, dass überwinternde Puppen, die zu früh zur « Entwicklung in das Zimmer genommen oder gar nicht der Kälte ausgesetzt werden, entweder verkümmerten, theils bleiche, theils krüppelhafte » Schmetterlinge liefern, oder aber verderben, so liegt dies wohl daran dass dieser tüchtige Entomologe versäumt hat, für die nöthige Feuchtigkeit der erwärmten Luft zu sorgen. Ich habe bei Aufbewahrung der Puppen über Wasser stets sehr schöne Schmetterlinge erhalten.

Irrig aber wäre es einen Unterschied, in der Wirkung der Wärme anzunehmen, je nachdem dieselbe am ersten oder dritten Tag nach der Verpuppung, oder während oder auch vor der Verpuppung beginnt. Das beweist am besten der Versuch N.° 12, bei welchem die Raupen der vierten Generation schon mehrere Tage, ehe sie sich zur Verpuppung aufhingen ins Treibhaus gesetzt wurden und dennoch nicht ein einziger Schmetterling die Prorsaform annahm.

Auch den umgekehrten Versuch habe ich öfters angestellt und Raupen der ersten Sommerbrut, während sie in der Verpuppung begriffen waren, der Kälte ausgesetzt. Der Erfolg war indessen regelmässig ein Absterben der Raupe, was um so weniger Wunder nehmen kann, als man die Empfindlichkeit der Thiere während der Raupenhäutungen sehr wohl kennt, die Umbildung zur Puppe aber weit tiefergreifende Umwälzungen mit sich bringt.

Dorfmeister glaubte aus seinen Versuchen schliessen zu dürfen, dass die Temperatur den grössten Einfluss während der Verpuppung ausübe, zunächst aber den grössten kurz nach derselben. Seine Versuche sind nun zwar mit so kleinen Individuenmengen angestellt, dass sich kaum sichere Schlüsse darauf gründen lassen, dennoch mag aber dieser Schluss insofern richtig sein, als Alles darauf ankommt, dass gleich von vornherein, die Bildungsvorgänge in der Puppe diese oder jene Richtung einschlagen, deren Endresultat die *Prorsa* oder Levanaform ist. Ist einmal die eine oder die andre Richtung eingeschlagen, dann kann sie durch Temperatureinflüsse wohl beschleunigt oder verlangsamt, nicht aber mehr umgewandelt werden.

Es ist auch sehr möglich, ja wahrscheinlich, dass sich ein Zeitpunkt bestimmen lässt, in welchem Wärme oder Kälte am leichtesten die ursprüngliche Entwicklungsrichtung abzulenken vermögen, und es wäre dies die nächste Aufgabe, welche gestellt werden und deren Beantwortung jetzt, nach Feststellung der Hauptpunkte nicht mehr so schwierig sein müsste. Ich selbst war mehrfach in Versuchung, sie in An-

griff zu nehmen, habe dann aber doch darauf verzichtet, weil mein Material mir nicht gross genug erschien und bei allen solchen Versuchen nichts mehr vermieden werden muss als eine Zersplitterung des Versuchs-Materials durch allzucomplicirte Fragestellung.

Mag indessen auch ein günstigster Zeitpunkt der Temperatur-Einwirkung während der ersten Tage der Verpuppung existiren, so geht doch schon aus dem oben angeführten Versuch N.° 12 hervor, dass die Individuen in verschiedenem Grade geneigt sind, auf solche Einwirkungen zu reagiren, dass ihre Disposition, die gewöhnliche Entwicklungsrichtung aufzugeben, verschieden gross ist bei verschiedenen Individuen.

Auf andre Weise wäre es nicht zu erklären, dass in allen den angestellten Versuchen mit der ersten und zweiten Prorsa-Generation immer nur ein Theil der Puppen durch Kälte zum Einschlagen der Levana-Entwicklungsrichtung veranlasst wurde, ein anderer nicht, und dass auch von ersterem nur wenige Individuen vollständig zurückschlugen, die meisten aber auf halbem Wege stehen blieben. Der Rückschlag erfolgt vollständiger oder weniger vollständig.

Wenn aber gefragt wird, warum in den entsprechenden Versuchen mit dem kleinen Weissling (*Pieris Napi*) stets und ausnahmslos vollständiger Rückschlag eintrat, so kann darauf mit der Vermuthung geantwortet werden, dass bei dieser Art die Sommerform noch nicht so lange Zeit gebildet sei, also auch leichter wieder aufgegeben werde — oder auch, dass die Differenzen zwischen den beiden Generationen lange nicht so bedeutend seien, was übrigens selbst wieder darauf deutet, dass hier die Sommerform jüngeren Ursprungs ist. Schliesslich könnte indessen auch geantwortet werden, dass die Neigung zum Rückschlag bei verschiedenen Arten ebensogut verschieden gross sein könne, als bei den verschiedenen Individuen ein und derselben Art. Jedenfalls aber bestätigt die Thatsache, dass alle Individuen durch Kälte

zum vollen Rückschlag bewogen werden, die oben in Bezug auf *V. Prorsa* ausgesprochene Meinung, dass es bei diesen Versuchen nicht so genau darauf ankommt, in welchem Entwicklungsmoment man die Kälte eingreifen lässt, dass vielmehr dort Verschiedenheiten der individuellen Constitution die Ursachen sind, warum die Kälte diese Puppe zum vollen Rückschlag bringt, jene nur zum halben und eine dritte ganz unbeeinflusst lässt. Ganz besonders interessant ist in dieser Beziehung der amerikanische *Papilio Ajax*.

Dieser unserm Segelfalter ähnliche Schmetterling (Fig. 16 u. 17) tritt überall, wo er vorkommt, in drei Varietäten auf, die als *var. Telamonides*, *var. Walshii* und *var. Marcellus* bezeichnet werden. Der verdienstvolle amerikanische Entomologe Edwards hat nun durch Züchtungsversuche nachgewiesen, dass alle drei Formen in denselben Entwicklungscyclus gehören und zwar derart, dass die beiden ersten nur im Frühjahr auftreten und stets nur aus überwinternden Puppen entstehen, während die letzte Form, *var. Marcellus* nur im Sommer und zwar in drei Generationen hintereinander auftritt. Es liegt also hier ein Saison-Dimorphismus vor, der mit gewöhnlichem Dimorphimus verbunden ist, Winter-und Sommerform wechseln miteinander ab, aber die erstere erscheint wieder selbst in zwei Formen oder Varietäten: *var. Telamonides* und *Walshii*.

Sehen wir vorläufig von dieser Complication ganz ab und fassen diese beiden Winterformen als eine einzige auf, so haben wir also vier Generationen, von welchen die erste die Winterform besitzt, die drei folgenden dagegen die Sommerform *var. Marcellus* liefern.

Das Eigenthümliche bei dieser Art liegt nun darin, dass bei allen drei Sommergenerationen nur ein Theil der Puppen schon nach kurzer Zeit (vierzehn Tagen) auschlüpft, dass aber ein andrer und weit kleinerer Theil den ganzen Sommer und den darauf folgenden Winter über im Puppenschlaf verharrt, um erst im nächsten Frühjahr auszuschlüpfen und zwar stets in der Winterform!

So führt z. B. Edwards an, dass von fünfzig Puppen der zweiten Generation, welche sich Ende Juni verpuppt hatten, nach vierzehn Tagen 45 Marcellus-Schmetterlinge ausschlüpften, fünf Puppen aber erst im April des nächsten Jahres und zwar als *Telamonides.*

Die Erklärung dieser Thatsachen ergiebt sich sehr einfach aus der oben aufgestellten Theorie. Nach dieser müssen die beiden Winterformen als die primären, die Marcellusform aber als die secundäre betrachtet werden. Letztere ist aber noch nicht so fest fixirt wie bei *V. Prorsa,* wo ein Rückschlag der Sommergenerationen zur Levanaform nur durch besondere äussere Einflüsse eintritt, während hier in jeder Generation sich einzelne Individuen finden, bei welchen die Neigung zum Rückschlag noch so gross ist, dass auch die grösste Sommerwärme nicht im Stande ist, sie von ihrer ursprünglichen, anererbten Entwicklungsrichtung abzulenken, ihre Entwicklung zu beschleunigen und sie zu zwingen, die Marcellusform anzunehmen.

Hier ist es unzweifelhaft, dass nicht verschiedenartige äussere Einflüsse, sondern lediglich innere Ursachen die altererbte Entwicklungsrichtung festhalten lassen; denn alle Raupen und Puppen der vielen verschiedenen Züchtungen waren gleichzeitig denselben äusseren Einflüssen ausgesetzt.

Zugleich ist es aber auch klar, dass diese Thatsachen keinen Einwurf gegen die aufgestellte Theorie einschliessen, sondern dass sie im Gegentheil dieselbe bestätigen, insofern eine Erklärung dieser Thatsachen vom Boden der Theorie aus sehr leicht ist, auf andere Weise aber kaum gefunden werden möchte.

Wenn aber gefragt wird, welche Bedeutung der Duplicität der Winterform zukommt, so könnte man darauf einfach antworten, dass die Art schon zu der Zeit dimorph war, als sie noch in einer einzigen Generation im Jahr auftrat. Doch kann dieser Erklärung entgegnet werden, dass ein derartiger Dimorphismus sonst nicht bekannt ist,

da wohl ein sexueller Dimorphismus vorkommt von der Art, dass das eine Geschlecht — bei *Pap. Turnus* z. B. das weibliche — in zweierlei Färbung auftritt, nicht aber ein Dimorphismus, der sich, wie es hier der Fall ist, auf beide Geschlechter bezieht, und es darf deshalb wohl ein andrer Gedanke geäussert werden.

Bei *V. Levana* sahen wir den Rückschlag in sehr verschiedenem Grad bei verschiedenen Individuen eintreten, sehr selten nur erfolgte er vollständig bis zur ächten Levanaform, meist aber nur theilweise bis zur sogenannten Porimaform. Nun wäre es jedenfalls erstaunlich, wenn bei *Pap. Ajax* der Rückschlag jedesmal ein vollständiger wäre, da grade hier die Neigung zum Rückschlag individuell so sehr verschieden ist. Ich möchte desshalb vermuthen, dass die eine der beiden Winterformen, und zwar die *var. Telamonides* nichts anderes ist als eine unvollständige Rückschlagsform, der *Porima* bei *V. Levana* entsprechend. Dann wäre *Walshii* allein die Urform des Schmetterlings, und damit würde stimmen, dass diese Varietät später im Frühjar erscheint, als die *var. Telamonides.* Das Experiment müsste darüber Aufschluss geben können. Die Puppen der drei ersten Generationen müssten, auf Eis gestellt, zum grösseren Theil die Form *Telamonides* geben, zum kleineren Theil die *var. Walshii* und nur wenige oder vielleicht gar keine Individuen von *Marcellus*, und zwar gehe ich bei dieser Voraussage von der Ansicht aus, dass die Neigung zum Rückschlag im Ganzen gross, dass selbst bei der ersten Sommergeneration die doch jedenfalls am längsten schon dem Sommerklima ausgesetzt war, stets ein Theil der Puppen auch ohne künstliche Mittel sich zu *Telamonides* entwickelt hätte, ein andrer Theil aber zu *Marcellus.* Dieser letztere wird nun bei Anwendung von Kälte *Telamonides* werden, der erste dagegen wird ganz oder zum Theil in die Urform *Walshii* zurückschlagen.

Man sollte erwarten, dass die zweite und dritte Generation noch leichter und in einem grösseren Procentsatze zurück-

schlage als die erste, eben weil diese letztere zuerst die neue Marcellusform angenommen hat; allein aus den vorliegenden Versuchsreihen lässt sich in dieser Hinsicht kein sicherer Schluss ziehen. So überwinterten allerdings von der ersten Sommergeneration nur sieben Puppen unter 67 und gaben *Telamonides*; während von der zweiten Generation 40 von 76 Puppen überwinterten, von der dritten 29 unter 42 Puppen; aber zu sicheren Schlüssen würde doch eine grössere Versuchsreihe nothwendig sein.

Nach den bisher mitgetheilten Erfahrungen konnte man vielleicht immer noch der Vermuthung zuneigen, als ob bei dem Saison-Dimorphismus die auf das einzelne Individuum einwirkenden äusseren Einflüsse ihm direct die eine oder die andre Gestalt aufnöthigten. Ich habe selbst diese Ansicht lange Zeit gehegt, sie ist indessen nicht haltbar. Dass nicht etwa Kälte die eine, Wärme die andre Zeichnung hervorbringt, geht schon daraus hervor, dass bei *Pap. Ajax* jede Generation beiderlei Formen hervorbringt, sowie weiter daraus, dass ich die vierte (überwinternde) Generation von *V. Levana* oft ganz in Zimmerwärme erzogen und doch stets die Winterform erhalten habe. Man könnte aber geneigt sein, nicht die Temperatur *direkt* verantwortlich zu machen, sondern vielmehr die durch die Temperatur bewirkte Verlangsamung oder Beschleunigung der Entwicklung.

Ich gestehe, dass ich lange Zeit hindurch in diesem Moment den wahren Grund des Saison-Dimorphismus gefunden zu haben glaubte. Bei *V. Levana* sowohl als bei *Pieris Napi* ist der Unterschied der Puppendauer bei Winter-und Sommerformen ein sehr grosser. Bei der Sommergeneration von *V. Levana* beträgt dieselbe in der Regel 7-12 Tage, bei der Wintergeneration dagegen ungefähr 200 Tage.

Allerdings hann man bei letzterer die Puppenruhe abkürzen, indem man die Puppen in der Wärme hält; aber doch habe ich von den im September verpuppten Raupen nur in einem Falle schon Ende Dezember zwei oder drei Schmetterlinge erhalten, gewöhnlich schlüpften dieselben erst im Laufe

des Februar und März aus, und im März sind sie bei warmem Wetter auch schon im Freien zu sehen. Die grösste Abkürzung der Puppenperiode lässt doch immer noch eine Puppenzeit von mehr als 100 Tagen übrig.

Grade aus dieser Beobachtung geht aber hervor, dass nicht die Entwicklungsdauer im einzelnen Falle die Gestalt des Schmetterlings bestimmt, also den Ausschlag giebt, ob Winter-oder Sommerform entstehen soll, sondern dass umgekehrt die Puppendauer abhängig ist von der Entwicklungsrichtung, welche der werdende Schmetterling in der Puppe eingeschlagen hat. Auch lässt sich dies sehr gut verstehen, wenn man bedenkt, dass die Winterform während unzähliger Generationen stets eine lange Puppenruhe gehabt haben muss, die Sommerform aber stets eine kurze. Die Gewohnheit langsamer Entwicklung muss sich bei der ersteren ebenso sehr befestigt haben als die einer raschen Entwicklung bei der zweiten, und es kann durchaus nicht überraschen, wenn wir sie diese Gewohnheit nicht bei der ersten, sich darbietenden Gelegenheit aufgeben sehen.

Dass sie aber doch gelegentlich aufgegeben wird, beweist uns um so mehr, dass die Dauer der Puppenentwicklung so wenig, als die Temperatur *direct* und im einzelnen Fall die Schmetterlingsform bestimmt.

So giebt z. B. der theoretisch ganz unbetheiligte Edwards ausdrücklich an, dass zwar in der Regel die beiden Winterformen von *Pap. Ajax*, nämlich die *var. Telamonides* und *Walshii* nur nach einer Puppenruhe von 150-270 Tagen auftreten, dass aber einzelne Fälle vorkommen, bei welchen die Puppenruhe nicht mehr beträgt, als bei der Sommerform, nämlich nur 14 Tage (1). Aber auch bei *V. Levana* kommt Ähnliches vor; denn nicht

(1) Anm. So erhielt Edwards aus Eiern von *Walshii* die am zehnten April gelegt worden waren, nach vierzehntägiger Puppenruhe vom 1-6 Juni: 58 Schmetterlinge der *Marcellus*form, 1 der *Walshii* und 1 der *Telamonides*form.

nur lässt sich — wie bereits erwähnt wurde — die Wintergeneration durch künstliche Wärme in ihrer Entwicklung bis zu einem gewissen Grad treiben, sondern die Sommergeneration bringt manchmal Rückschlagsformen hervor, ohne dass eine Verzögerung der Entwicklung stattgefunden hat. Die halbe Rückschlagsform *Porima* war bekannt, lange bevor man daran dachte, sie künstlich durch Einwirkung von Kälte zu erzeugen; sie kommt gelegentlich, allerdings wie es scheint sehr selten, mitten im Sommer im Freien vor.

Wenn nun meine Deutung der Verhältnisse richtig, die Winterform die primäre, die Sommerform die sekundäre ist, und solche Individuen der Sommergeneration, welche freiwillig oder künstlich zur Annahme der Winterform sich herbeilassen, als atavistische zu betrachten sind, so liegt der Gedanke nahe, ob denn blos niedrige Temperatur diesen Rückschlag einzuleiten im Stande ist, oder nicht vielleicht auch anderweitige äussere Einflüsse.

Dies Letztere scheint nun in der That der Fall zu sein. Ausser rein inneren Ursachen wie sie vorhin bei *Pap. Ajax* nachgewiesen wurden, scheinen Wärme und mechanische Bewegung den Rückschlag einleiten zu können.

Dass ungewöhnlich hohe Wärme Rückschlag veranlassen kann, schliesse ich aus folgender Beobachtung. Ich zog im Sommer 1869 die erste Sommerbrut von *V. Levana.* Die Raupen verpuppten sich in der zweiten Hälfte des Juni, und von dieser Zeit bis zu ihrem Ausschlüpfen vom 28 Juni — 5 Juli herrschte grosse Hitze. Während nun sonst die Zwischenform *Porima* im Freien oder bei Züchtungen eine sehr grosse Seltenheit ist, die mir z. B. unter vielen Hunderten von Exemplaren nie vorgekommen ist, befanden sich unter den 60-70 ausschlüpfenden Schmetterlingen dieser Brut etwa 8-10 Porima-Exemplare. Ein exacter Versuch ist dies allerdings nicht, aber eine gewisse Wahrscheinlichkeit, dass die hohe Sommertemperatur hier den Anstoss zum Rückschlag gegeben habe, scheint mir doch vorzuliegen.

Auch für das zweite Moment, dem ich die Fähigkeit zuschreiben möchte, Rückschlag zu veranlassen, kann ich keinen absoluten Beweis vorbringen, da alle diese Nebenfragen experimentell zu erledigen eine unendliche Menge Zeit erfordert hätte; doch besitze ich eine Beobachtung, die es mir wahrscheinlich macht, dass mechanische andauernde Bewegung auf die Entwicklung der Puppen ähnlich einwirkt, wie Kälte d. h. dass sie dieselbe verzögert und zugleich Rückschlag veranlasst.

Ich hatte eine grosse Anzahl Puppen der ersten Sommerbrut von *Pieris Napi* aus Eiern gezogen und zwar in Freiburg, wechselte dann aber und zwar noch während viele Raupen in der Verpuppung begriffen waren, den Aufenthalt und reiste mit den Puppen sieben Stunden lang auf der Eisenbahn. Obgleich nun sonst diese Generation des kleinen Weisslings stets noch im Sommer und zwar meist im Juli desselben Jahres und als Sommerform (var. *Napaeae*) ausschlüpft, so erhielt ich doch von allen diesen zahlreichen Puppen während des Jahres 1872 keinen einzigen Schmetterling. Im Winter hielt ich sie im geheizten Zimmer und trotzdem schlüpften erst im Januar 1873 die ersten Schmetterlinge ans, und die übrigen folgten im Februar, März, April; zwei Weibchen sogar erst in Juni. Alle aber erwiesen sich als exquisite Winterform! Der ganze Entwicklungsgang war genau ebenso, als hätte Kälte auf die Puppen eingewirkt, und ich wüsste in der That keine andre Ursache für dieses ganz ungewöhnliche Verhalten aufzufinden, als das siebenstündige Rütteln, dem die Puppen während der Eisenbahnfahrt ausgesetzt waren! und zwar unmittelbar nach oder noch während ihrer Verpuppung.

Offenbar ist für die Theorie des Saison-Dimorphismus die eine Thatsache von fundamentaler Wichtigkeit, dass die Sommerform zwar wohl in die Winterform verwandelt werden kann, nicht aber diese in die Sommerform. Ich habe für diese Thatsache bisher nur die Versuche mit *V. Levana* angeführt; es liegen mir indessen

auch solche mit *Pieris Napi* vor. Ich operirte aber nicht mit der gewöhnlichen Winterform von *P. Napi*, sondern ich wählte mir zu diesem Versuch die allen Entomologen wohlbekannte Varietät *Bryoniae* aus. Diese ist gewissermassen die potenzirte Winterform von *Napi;* im männlichen Geschlecht (Fig. 14) gleicht sie bis auf minutiöse Unterschiede genau der gewöhnlichen Winterform, im weiblichen aber unterscheidet sie sich von *Napi* durch graubraune Bestäubung der ganzen Oberseite (Fig. 15). Diese Form *Bryoniae* kommt in den Polarländern als einzige Form von *Napi* vor, ausserdem findet sie sich nur noch auf den Hochalpen, wo sie auch auf abgeschlossenen Matten als einzige Form fliegt, an andern Stellen aber, die weniger isolirt sind, vermischt mit der gewöhnlichen Form des Falters. An beiden Orten macht *Bryoniae* nur *eine* Generation im Jahre und muss demnach nach meiner Theorie als Stammform von *Pieris Napi* betrachtet werden.

Ist diese Voraussetzung richtig, ist wirklich die Varietät *Bryoniae* die aus der Eiszeit an einigen Punkten der Erde noch erhaltene Urform, *Napi* aber in ihrer Winterform die erste durch wärmeres Klima allmälig entstandene secundäre Form, so kann es unmöglich gelingen, aus Bryoniae-Puppen durch Einwirkung von Wärme jemals die gewöhnliche Napiform zu erzeugen, da nur durch Cumulation im Laufe zahlreicher Generationen, nicht aber durch einmalige Einwirkung die jetzt herrschende Form des Falters entstanden sein muss.

Ich stellte nun den Versuch in der Weise an, dass ich in der ersten Hälfte des Juni in einem einsamen und gänzlich abgeschlossenen Alpenthal Weibchen von *Bryoniae* einfing und sie in einen geräumigen Zwinger setzte, wo sie an Blumen umherflogen und mehrere hundert Eier an gewöhnlichen Kohl absetzten. Obwohl die Raupen in Freiheit sich von einer andern, mir unbekannten Pflanze ernähren, frassen sie doch munter den Kohl, wuchsen rasch heran und verpuppten sich Ende Juli. Ich brachte nun die Puppen in ein Treibhaus, in welchem die Temperatur zwischen 12 und 24° R.

schwankte, allein trotz dieser grossen Wärme und was gewiss von besonderer Wichtigkeit ist, trotz des Mangels stärkerer nächtlicher Abkühlung schlüpfte doch nur ein einziger Schmetterling noch in demselben Sommer aus, und zwar ein Männchen, das sich durch gewisse minutiöse Merkmale in der Zeichnung mit voller Sicherheit als Var. *Bryoniae* kennzeichnete. Die andern Puppen überwinterten im geheizten Zimmer und ergaben von Ende Januar an bis Anfang Juni noch 28 Schmetterlinge, welche alle exquisite var. *Bryoniae* waren.

Der Versuch bestätigt also die Ansicht, dass *Bryoniae* die Stammform von *Napi* ist, und die bisherige Bezeichnung der Systematiker müsste somit eigentlich umgekehrt werden, man müsste *Pieris Bryoniae* als Artname aufstellen, die Winter- und Sommerform des Weisslings wie sie in unsern Ebenen vorkommt, als var. *Napi* und *Napaeae* bezeichnen. Doch möchte ich es nicht auf mich nehmen, die unendliche Confusion in der Synnonymik der Schmetterlinge noch zu vermehren. In gewissem Sinne ist es ja auch ganz richtig, die forma *Bryoniae* als Klima-Varietät zu bezeichnen, denn sie ist in der That durch das Klima bestimmt, wenn nicht hervorgerufen, so doch festgehalten, nur ist sie nicht eine sekundäre, von *Napi* abzuleitende Klima-Abweichung, sondern die primäre.

In diesem Sinne könnte man wahrscheinlich die meisten Arten als Klima-Varietäten bezeichnen, insofern als sie nämlich unter dem Einfluss eines andern Klimas allmälig neue Charaktere annehmen würden, unter dem Einflusse des jetzt an ihrem Wohnbezirk herrschenden Klimas aber ihre jetzige einmal gewonnene Form gewissermassen erworben haben und beibehalten.

Die *var. Bryoniae* ist aber von ganz besonderem Interesse, weil sie die Beziehungen klar legt, welche zwischen der klimatischen Varietät und dem Saison-Dimorphismus bestehen, wie dies im nächsten Abschnitt dargelegt werden soll.

Hier muss zuerst noch die Richtigkeit der aufgestellten Theorie einer weiteren Probe unterzogen werden.

Es wurde gezeigt, dass die secundären Formen saison-dimorpher Schmetterlinge nicht alle in gleichem Grade die Neigung zum Rückschlag besitzen, dass vielmehr diese individuell verschieden ist. Da die Rückkehr zur primären Form gleichbedeutend ist mit dem Aufgeben der secundären, die grössere Neigung zum Rückschlag also gleichbedeutend mit grösserer Neigung zum Aufgeben der secundären Form, dies aber wieder einer geringeren Festsetzung dieser letzteren gleichkommt, so muss daraus geschlossen werden, dass die Individuen der Art verschieden stark von dem Klimawechsel beeinflusst werden, so dass die neue Gestalt sich bei den einen früher befestigt, als bei den andern. Daraus muss nun nothwendig ein Variabelwerden der betreffenden Generation hervorgehen, d. h. die einzelnen Individuen der Sommergenerationen müssen stärker in Zeichnung und Färbung differiren, als dies bei der Wintergeneration der Fall ist. Wenn die Theorie richtig ist, müssen die Sommergenerationen variabler sein, als die Wintergenerationen, wenigstens so lange, als nicht auch bei ihnen durch fortgesetzte Einwirkung der Wärme, verbunden mit steter Kreuzung der in verschiedenem Grade abgeänderten Individuen, eine Ausgleichung der individuellen Abweichungen im höchstmöglichen Grade zu Stande gekommen ist.

Auch hier wird die Theorie durch die Thatsachen vollkommen bestätigt. Bei *Vanessa Levana* ist ganz entschieden die Levanaform sehr viel constanter, als die Prorsaform. Erstere ist in geringem Grade sexuell-dimorph, die Weibchen sind heller, die Männchen dunkler gefärbt. Berücksichtigt man diese Verschiedenheit der Geschlechter, die in noch geringerem Grade auch bei der Prorsaform vorkommt, so wird man die obige Angabe richtig finden, dass die Levanaform nur wenig variirt, jedenfalls ungleich weniger, als die *Prorsa*, bei welcher die grössten Verschiedenheiten in dem Auftreten gelber Streifen, in dem Schwinden des schwarzen

(von der Levanazeichnung übrig gebliebenen) Fleckes auf der weissen Binde der Hinterflügel vorkommen, so dass es schwer ist, zwei völlig gleiche Individuen herauszufinden. Und dabei kommt noch in Anschlag, dass die Levanazeichnung als die bei Weitem complicirtere viel leichter dem Variiren ausgesetzt sein sollte. Ganz dasselbe findet sich bei *Pieris Napi*. Auch hier ist die *var. aestiva* bedeutend variabler als die *var. vernalis*. Aus dem Verhalten der von mir als Stammform aufgefassten *var. Bryoniae* dagegen könnte man versucht sein, einen Einwurf gegen die Theorie herzuleiten; denn diese ist sowohl in den Alpen, als im Jura, wo sie auf grösseren Höhen ebenfalls vorkommt, bekanntermassen ausserordentlich variabel in Färbung und Zeichnung. Nach der Theorie sollte sie aber noch konstanter sein, als die Wintergeneration der Ebene, weil sie die ältere ist, also auch in ihren Charakteren die befestigtere sein sollte.

Man darf aber nicht vergessen, dass Variabilität bei einer Art nicht blos auf dem einen eben angedeuteten Wege ungleich starker Reaktion der Individuen auf Einwirkung abändernder Reize entstehen kann, sondern vor Allem auch durch Kreuzung zweier getrennt entstandener, später aber in Berührung gekommener nahestehender Varietäten. In den Alpen, wie im Jura dringt von der Ebne her überall die gewöhnliche Form von *Napi* gegen die Flugplätze von *Bryoniae* vor, und eine Kreuzung zwischen beiden Formen wird an den meisten dieser letzeren gelegentlich, an vielen sogar häufig stattfinden, so dass es nicht Wunder nehmen kann, wenn an einigen Orten (z. B. bei Meiringen) eine förmliche Musterkarte von Übergangsformen zwischen *Napi* und *Bryoniae* umherfliegt.

Der förmliche Beweis aber dafür, dass Kreuzung die Ursache der grossen Variabilität von *Bryoniae* in dem Alpengebiet ist, liegt darin, dass sie in den Polarländern « durchaus nicht so variabel ist, wie in den Alpen, sondern ziemlich constant, nach etwa 40-50 im norwegischen Stücken zu schliessen ». So schreibt mir auf

meine Anfrage mein verehrter Freund, Herr D.r Staudinger, der selbst zwei Mal die Sommermonate in Lappland zugebracht hat. Eine Kreuzung mit *Napi* kann dort nicht stattfinden, da *Napi* nicht vorkommt, die uralte Stammform *Bryoniae* hat desshalb dort ihre ursprüngliche Constanz beibehalten können.

So stimmen also auch hier die Thatsachen mit den Erfordernissen der Theorie.

II. Saison-Dimorphismus und klimatische Varietät.

Wenn Saison-Dimorphismus — wie zu zeigen versucht wurde — durch langsame Wirkung veränderten Sommerklimas entsteht, so ist derselbe also nichts Andres, als die Spaltung einer Art in zwei klimatische Varietäten an ein und demselben Orte, und wir müssen erwarten, mannigfache Zusammenhänge zwischen der gewöhnlichen, einfachen Klimavarietät und dem Saison-Dimorphismus zu finden.

Es kommen nun in der That Fälle vor, in welchen Saison-Dimorphismus und Klimavarietät in einander übergehen und derart mit einander verflochten sind, dass die auf experimentellem Wege gewonnene Ansicht über Natur und Entstehung des Saison-Dimorphismus Bestätigung findet. Ehe ich indessen näher darauf eingehe, ist es nöthig, sich über den Begriff « Klima-Varietät » zu verständigen, da derselbe nicht selten auf ganz heterogene Dinge, jedenfalls oft sehr willkürlich angewandt wird.

Meiner Ansicht nach sollte scharf unterschieden werden zwischen Klima-und Localvarietäten und unter den ersteren nur solche verstanden werden, welche durch direkte Einwirkung klimatischer Einflüsse entstanden sind, unter der allgemeineren Bezeichnung der Localformen aber alle solche Abweichungen, welche ihren Ursprung aus

andern Ursachen herleiten, also z. B. aus indirekter Einwirkung der äusseren Lebensverhältnisse oder auch Umständen, welche gar nicht in Klima und äusseren Lebensverhältnissen von heute ihren Grund haben, sondern etwa in geologischen Veränderungen, welche Isolirung hervorriefen. So können sich z. B. alte, sonst längst ausgestorbene Arten unter dem Schutze der Isolirung an einzelnen Stellen der Erde erhalten haben, während andere, welche im Zustande der Variabilität einwanderten, sich an solchen Orten durch Amixie (Verhinderung der Kreuzung mit den Artgenossen des übrigen Wohngebietes) in Lokal-Varietäten umbilden konnten. Im einzelnen Falle kann es schwer, oder im Augenblick sogar geradezu unmöglich sein, zu bestimmen, ob man eine klimatische, oder eine aus andern Ursachen entstandene Localform vor sich hat; grade desshalb aber sollte man mit der Bezeichnung klimatische Varietät vorsichtiger sein.

Die Voraussetzung, dass im wahren Sinne des Wortes klimatische Formen bestehen, ist soviel mir bekannt, ohne Anstand von allen Zoologen gemacht worden, auch liegen ja eine Anzahl sicher beobachteter Thatsachen vor, welche beweisen, dass lediglich durch neue klimatische Einflüsse auf directem Wege bestimmte Veränderungen einer Art hervorgerufen werden können. Bei Schmetterlingen ist es in vielen Fällen möglich, ächte Klima-Varietäten von andern Localformen zu sondern, einmal dadurch, dass es sich nur um bedeutungslose, nicht um biologisch wichtige Abänderungen handelt, dass also Naturzüchtung als Ursache der Abänderung von vornherein ausgeschlossen werden kann, dann durch die streng nach dem Klima geregelte geographische Verbreitung, welche nicht selten sogar den Nachweis von Übergangsformen auf einem zwischen zwei extremen Klimaten gelegenen Mittelgebiete erlaubt.

Nur auf solche, unzweifelhafte Klima-Varietäten werde ich mich beziehen, wenn ich in Folgendem versuche, den Zusammenhang zwischen einfacher Klima-Varietät und Saison-Dimorphismus klar zu legen.

Ein solcher Fall in welchem die Winterform eines saisondimorphen Schmetterlings auf anderen Wohngebieten als einzige Form, das heisst als klimatische Varietät vorkommt wurde bereits im vorigen Abschnitt angefürt. Ich meine den Fall von *Pieris Napi*, denn die Winterform dieser im gemässigten europäischen Flachland saisondimorph auftretenden Art kommt in Lappland und auf den Alpen als monomorphe klimatische Varietät vor, freilich in einer noch höheren Entwicklung des Wintertypus, als *var. Bryoniae.*

Sehr analog ist der Fall von *Antocharis Belia*, ebenfalls einem Schmetterling aus der Familie der Weisslinge, der in den Mittelmeerländern bis ins mittlere Frankreich hinein vorkommt und dort überall einen sehr scharf ausgeprägten Saison-Dimorphismus aufweist. Seine Sommergeneration wurde bis in die neueste Zeit als besondere Art *A. Ausonia* beschrieben, und erst durch Staudingers Züchtungsversuche ist es nachgewiesen, dass beide vermeintliche Arten genetisch zusammenhängen.

Diese Art kommt nun ausser in den genannten Ländern auch noch an einer kleinen Stelle in den Alpen vor, in den Walliser Bergen in der Umgebung des Simplon-Passes. Bei dem kurzen Sommer des Alpenklimas macht sie dort nur eine Generation, und diese trägt vollkommen die Charaktere der Winterform an sich, nur wenig modificirt durch etwas stärkere zottige Behaarung des Körpers, wie sie vielen alpinen Schmetterlingen eigen ist. Diese *var. Simplonica* ist also hier einfache Klima-Varietät während sie in den Ebenen Spaniens und Südfrankreichs als Winterform einer saisondimorphen Art auftritt.

Offenbar entspricht diese *Anthocharis var. Simplonica* genau der *var. Bryoniae* von *Pieris Napi;* die Wahrscheinlichkeit, dass auch sie als die aus der Eiszeit übriggebliebene Stammform der Art betrachtet werden muss, ist wohl sehr gross, wenn auch nicht wie bei *Bryoniae* behauptet werden kann, dass sie seit der Eiszeit nicht vielleicht irgend eine kleine Veränderung eingegangen sei. Bei *Bryoniae* verbietet sich

diese Annahme, da die Art in Lappland und auf den Alpen jetzt noch völlig übereinstimmt ([1]). *Anthocharis Simplonica* scheint in den Polarländern überhaupt nicht vorzukommen.

Sehr interessant ist einer unsrer gemeinsten Bläulinge *Polyommatus Phlaeas* L., der eine sehr grosse Verbreitung besitzt und von Lappland bis nach Spanien und Sicilien reicht. Vergleicht man Exemplare dieses schönen rothgoldenen Falters aus Lappland mit solchen aus Deutschland, so lässt sich kein constanter Unterschied auffinden. Dennoch hat dieser Schmetterling in Lappland nur e i n e Generation, in Deutschland z w e i im Jahre; Winter-und Sommergeneration gleichen sich aber vollständig, und ganz ebenso sind Exemplare gefärbt, welche im Frühling an der ligurischen Küste und in Sardinien, gefangen wurden (Fig. 21). Man könnte danach glauben, dass diese Art ausserordentlich indifferent gegen klimatische Einflüsse sei. Allein die südeuropäische Sommergeneration unterscheidet sich von der eben erwährten Wintergeneration nicht unbedeutend, indem bei ihr das glänzende Rothgold von einer dichten schwarzen Bestäubung beinahe verdeckt wird (Fig. 22). Die Art ist also unter dem Einfluss des warmen südlichen Klima's saisondimorph geworden, was sie in Deutschland nicht wurde, obgleich sie auch dort zwei Generationen macht. Niemand, der nur die sardinische Sommerform nicht auch die dortige Winterform kennte, würde zweifeln, sie als Klima-Varietät unsres *P. Phlaeas* zu betrachten, oder umgekehrt die deutsche (nördliche) als Klima-Varietät der südlichen Sommerform, je nachdem man die eine oder die andre als die primäre Gestalt der Art annimmt.

Noch verwickelter ist das Verhältniss bei einem andern Bläuling *Lycaena Agestis*, insofern hier ein doppelter Saison-Dimorphismus vorliegt Der Schmetterling kommt in dreierlei

([1]) Anm. Nach brieflicher Mittheilung des Herrn D.r S t a u d i n g e r werden die Weibchen von *Bryoniae* in Lappland nie so ganz dunkel, als öfters in den Alpen, zeigen dagegen nicht selten statt Weiss eine g e l b e Grundfärbung. Gelbe Individuen sind indessen auch in den Alpen nicht selten und bilden im Jura sogar die Regel.

Gestalt vor, A und B wechseln in Deutschland miteinander ab als Winter-und Sommerform, B und C dagegen folgen in Italien als Winter-und Sommerform aufeinander, die Form B kommt also beiden Klimaten zu, aber in Deutschland tritt sie als Sommer-, in Italien als Winterform auf. Die deutsche Winterform A fehlt Italien vollständig, wie ich aus zahlreichen selbstgefangenen Exemplaren weiss, die italienische Sommerform dagegen (*var. Allous*) kommt in Deutschland nicht vor. Die Unterschiede zwischen den drei Formen sind auffallend genug. Die Form A (Fig. 17) ist auf der Oberseite schwarzbraun und zeigt höchstens eine Spur schmaler rother Randflecke, während die Form B (Fig. 18) mitt grossen lebhaft ziegelrothen Randflecken geziert ist und C (Fig. 19) sich von B durch ein intensives Gelbbraun der Unterseite auszeichnet. Wer nur die deutsche Winter-und die italienische Sommerform vor sich hätte, würde sie ohne Zweifel als klimatische Varietäten auffassen, sie werden aber verbunden durch die in den Entwicklungsgang Beider eingeschaltete Form B, wodurch eben beide extreme Formen den Charakter blosser Saison-Formen erhalten.

III. Qualität der Abänderungs-Ursachen.

Es ist gezeigt worden, dass die Erscheinung des Saison-Dimorphismus dieselbe nächste Ursache hat, wie die klimatische Varietät, nämlich Veränderung des Klima's, dass sie sogar ihrem Wesen nach geradezu als identisch mit klimaticher Varietät betrachtet werden muss, und sich nur dadurch von der gewöhnlichen, oder wie ich sie genannt habe, einfachen (monomorphen) Klima-Varietät unterscheidet, dass neben der neuen, durch Klimawechsel entstandenen Form die alte fortbesteht und zwar genetisch mit ihr in Zusammenhang, so dass alte und neue Form nach der Jahreszeit miteinander abwechseln.

Es drängen sich nun zwei weitere Fragen der Untersuchung auf, nämlich einmal: wodurch bewirkt Klima-Wechsel

eine Änderung in Zeichnung und Färbung eines Schmetterlings, und zweitens: in wie weit bestimmt die klimatische Einwirkung die Qualität der Abänderung?

Bei der ersten Frage wäre vor Allem zu entscheiden, ob das eigentlich Wirksame beim Klima-Wechsel in der Einwirkung höherer oder niederer Temperatur auf den Organismus liegt, oder vielleicht mehr in der durch höhere Temperatur beschleunigten, durch niedrige verlangsamten Entwicklung. Andere Faktoren der Gruppe von äusseren Lebensbedingungen, welche wir unter dem Namen « Klima » zusammenfassen, können als in diesen Fällen unwesentlich unberücksichtigt bleiben.

Die Frage ist schwer zu entscheiden, da Wärme und kurze Puppendauer, und andrerseits Kälte und lange Puppendauer meist unzertrennlich miteinander verbunden sind, und man ohne grosse Vorsicht leicht zu Trugschlüssen geführt wird, indem man auf Rechnung momentan wirkender Einflüsse setzt, was doch nur Folge langer Vererbung ist.

Wenn bei *Vanessa Levana* auch in sehr kühlen Sommern dennoch stets die Prorsa-und nie die Levanaform auftritt, so würde es doch sehr irrig sein, daraus schliessen zu wollen, dass nicht die Sommerwärme, sondern nur die der Wintergeneration gegenüber immer noch weit kürzere Entwicklungszeit Anlass zur Bildung der Prorsaform gewesen sei. Diese neue Gestalt der Art entsteht nicht plötzlich, sondern ist, wie aus den oben angeführten Versuchen schon zur Genüge hervorging, erst im Laufe vieler Generationen entstanden, während welcher meistens Sommerwärme und kurze Entwicklungsdauer zugleich vorhanden waren. Ganz ebenso wäre es unrichtig aus der Thatsache, dass die Wintergeneration stets die Levanaform liefert, auch dann wenn die Puppen keiner Kälte ausgesetzt, sondern im Zimmer erzogen wurden, zu schliessen dass die Winterkälte keinen Einfluss auf die Feststellung ihrer Form gehabt habe. Auch hier müssen die entscheidenden Einflüsse viele Tausende von Generationen hin-

durch wirksam gewesen sein. Jetzt nachdem die Wintergestalt der Art durch so lange Zeiträume hindurch sich befestigt hat, bleibt sie auch dann noch bestehen, wenn der äussere Einfluss (die Kälte), welcher sie hervorrief, momentan einmal fehlt.

Das Experiment kann uns hier nicht weiter helfen: da wir nicht mit langen Zeiträumen experimentiren können; aber es giebt einige Beobachtungen, welche mir entscheidend zu sein scheinen. Wenn wir den *Polyommatus Phlaeas* sowohl in Deutschland als in Italien in zwei Generationen auftreten sehen, von denen die deutschen beide gleich sind, während in Italien die Sommergeneration schwarz wird, so kann dies nicht dem Einfluss kürzerer Entwicklungsdauer zugeschrieben werden, weil diese in Deutschland und Italien dieselbe ist (zwei Generationen im Jahre), sie kann somit nur von der höheren Sommertemperatur hervorgerufen worden sein.

Ähnliche Fälle liessen sich noch manche anführen, doch genügt als Beweis ein einziger. Ich bin desshalb der Ansicht, dass nicht die Entwicklungsdauer das umwandelnde Princip ist bei der Bildung klimatischer Varietäten der Schmetterlinge, sondern lediglich die Temperatur, welcher die Art während ihrer Verpuppung ausgesetzt ist.

Wie hat man sich nun die Wirkung der Wärme auf Zeichnung und Färbung einer Schmetterlingsart vorzustellen? Es ist dies eine Frage, die vollständig nur durch einen Einblick in die geheimnissvollen chemischen Vorgänge beantwortet werden könnte, durch welche der Körper des Schmetterlings sich in der Puppe aufbaut und zwar nur durch einen so vollständigen Einblick bis in die feinsten Detail-Processe hinein, wie wir weit entfernt sind, ihn bei der Entwicklung irgend eines lebendigen Wesens auch nur annähernd zu besitzen. Nichtsdestoweniger lässt sich doch auch in dieser Frage noch ein wichtiger Schritt vorwärts thun, wir können feststelln, dass die Qualität der Abänderung we-

sentlich nicht von der einwirkenden Wärme, sondern vom Organismus selbst abhängt. Es geht dies einmal aus der Qualität der Abänderung bei ein und derselben Art hervor.

Vergleicht man die italienische Sommerform von *Polyommatus Phlaeas* mit ihrer Winterform, so besteht der Unterschied zwischen ihnen lediglich darin, dass das glänzende Rothgold der letzeren bei der Sommerform durch schwarze Schuppen stark verdüstert, gewissermassen überdeckt ist. Der Entomologe spricht von einer « schwarzen Bestäubung » der Oberseite der Flügel, die natürlich nicht wörtlich zu nehmen ist, denn die Anzahl der Schuppen ist bei beiden Formen dieselbe, aber bei der Sommerform sind die meisten Schuppen schwarz, relativ wenige nur roth.

Man könnte nun daraus den Schluss ziehen, dass durch grosse Wärme der Chemismus des Stoffwechsels bei *Phlaeas* in der Weise verändert werde, dass weniger rothes und mehr schwarzes Pigment erzeugt werde. Aber so einfach ist die Sache nicht, es geht das schon aus dem einen Umstand hervor, dass die Sommerformen nicht plötzlich, sondern erst im Laufe zahlreicher Generationen entstanden sind. Es geht aber weiter auch aus dem Verhältniss von beiden Saisonformen bei andern Arten hervor.

So unterscheidet sich die Winterform bei *Pieris Napi* von der Sommerform unter Anderm durch starke schwarze Bestäubung der Flügelwurzeln. Man kann aber daraus nicht schliessen, dass hier bei der Winterform mehr schwarzes Pigment erzeugt werde, als bei der Sommerform; denn bei dieser sind zwar die Flügelwurzeln weiss, aber dagegen die Flügelspitzen und die schwarzen Flecke auf den Vorderflügeln grösser und tiefer schwarz, als bei der Winterform. Nicht die Quantität des erzeugten schwarzen Pigmentes unterscheidet beide Formen, sondern der Modus seiner Vertheilung auf den Flügeln.

Und selbst bei Arten, deren Sommerform wirklich weit mehr Schwarz enthält, als die Winterform, wie z. B. *Va-*

nessa Levana, lässt sich doch nicht die eine Form aus der andern einfach durch Verbreiterung der vorhandenen schwarzen Stellen ableiten; denn an derselben Stelle, an welcher bei *Levana* ein schwarzes Band verläuft, findet sich bei der sonst viel mehr Schwarz enthaltenden *Prorsa* eine weisse Binde (Vergleiche die Fig. 1-9). Die Zwischenstufen, welche man künstlich durch Kälteeinwirkung auf die Sommergeneration erzeugt hat, zeigen Schritt für Schritt, je nach dem der Rückschlag mehr oder weniger vollständig eingetreten ist, wie mitten auf der weissen Binde der *Prorsa* ein schwarzer Fleck entsteht, der grösser wird, um schliesslich bei der vollständigen Levanaform mit einem andern von vorn in die Binde hereinwachsenden schwarzen Dreieck zu einem schwarzen Band zu verschmelzen. Die weisse Binde der Prorsa- und die schwarze der Levanaform decken sich auch keineswegs, sondern bei *Prorsa* ist eine ganz neue Zeichnung entstanden, die nicht durch blosse Farbenvertauschung aus der Levanazeichnung zu erhalten ist.

Es entsteht also hier unzweifelhaft die neue Form nicht blos dadurch, dass ein gewisses Pigment — hier das Schwarz — in grösserer Menge erzeugt wird, sondern dadurch, dass die Pigmentvertheilung zugleich eine andre wird, dass an derselben Stelle, an welcher früher Schwarz sich ablagerte, jetzt Weiss auftritt, während an einer andern das Schwarz bleibt. Wer die Prorsa-und Levanaform miteinander vergleicht, wird nicht umhin können, sich zu verwundern, wie eine so total verschiedne Zeichnung nur durch die direkte Einwirkung äusserer Verhältnisse entstehen konnte.

Die vielen Zwischenformen aber, die wir künstlich erzeugen können, sind — wie mir scheint — ein neuer Beweis für die Allmäligkeit der Umwandlung. Atavistische Zwischenformen können nur da vorkommen, wo sie in der phyletischen Reihe auch wirklich einmal bestanden haben. Allerdings kann ein Rückschlag nur in einzelnen Charakteren erfolgen, in andern aber die neue Form bestehen bleiben, es ist das sogar die gewöhnlichere Form des Rückschlags, und

es könnte auf diese Weise eine Mischung von Charakteren entstehen, wie sie als phyletisches Stadium nie vorgekommen ist; es können aber gewiss niemals einzelne Charaktere auftreten, die nicht auf irgend einem phyletischen Entwicklungsstadium normale Charaktere waren, es widerspräche dies geradezu dem Begriff des Rückschlags, durch den niemals neue, sondern stets nur schon dagewesene Charaktere in's Leben treten können.

Wenn demnach die atavistischen Formen von *V. Levana*, welche wir als Porimaform bezeichnen, uns die Zeichnungscharaktere in einer grossen Mannigfaltigkeit von Übergängen vor Augen führen, so lässt uns dies auf eine lange Reihe von phyletischen Entwicklungsstadien schliessen, welche durchlaufen werden mussten, ehe sich die Sommergenerationen vollständig in die Prorsaform umwandelten.

Es bestätigt dies also die oben schon vorgetragene Ansicht von der langsamen und cumulirenden Wirkung der Klimaeinflüsse.

Wenn nun aber auch die Wärme zweifellos das Agens ist, welches viele unsrer Schmetterlinge allmälig in Zeichnung und Farbe verändert hat, so geht doch aus dem, was so eben über die Qualität dieser Veränderungen gesagt wurde, zur Genüge hervor, dass die Hauptrolle bei diesem Transmutationsprocess nicht ihr zufällt, sondern dem Organismus, der von ihr beinflusst wird. Durch die Wärme veranlasst, beginnt eine von Generation zu Generation sich steigernde Änderung in den feinsten und letzten Vorgängen des Stoffwechsels, welche nicht blos darin besteht, dass statt des einen Farbstoffs an einer bestimmten Stelle ein andrer abgelagert wird, sondern welcher es eben so gut mit sich bringen kann, dass an einer Stelle Gelb sich in Weiss umsetzt, an einer andern in Schwarz, oder dass an einer Stelle Schwarz sich in Weiss verwandelt, an einer andern aber Schwarz bleibt. Wenn man bedenkt, wie ungemein zäh die kleinsten unbedeutensten Charaktere der Zeichnung bei constanten Schmetterlingsarten von Geschlecht zu Geschlecht vererbt werden,

so muss eine derartige totale Umwandlung um so mehr überraschen und man wird sie nicht aus der Natur der Wärme erklären können, sondern nur aus der Natur der betreffenden Art. Diese reagirt auf Wärme nicht so, wie eine Eisenlösung auf Kaliumeisencyanür, oder auf Schwefelwasserstoff; was vorher Schwarz war, wird jetzt nicht Blau oder Gelb, was Weiss war, wird nicht durchweg Schwarz, sondern es entwickelt sich, ausgehend von der vorhandenen Zeichnung, eine neue, oder wie ich es allgemeiner ausdrücken möchte: Die Entwicklungsrichtung der Art wird eine andere. Die complicirten chemisch-physicalischen Vorgänge im Stoffwechsel des Puppenschlafs verschieben sich allmälig derart, dass daraus als End-Resultante eine neue Zeichnung und Färbung des Schmetterlings hervorgeht.

Dass wirklich bei diesen Vorgängen die Constitution der Art die Hauptrolle spielt, nicht aber das äussere Agens, die Wärme, dass diese vielmehr nur die Rolle des Funkens übernimmt, der wie Darwin sich einmal treffend ausdrückt, die brennbare Substanz entzündet, während die Art und Weise des eingeleiteten Verbrennungsprocesses von der Qualität des explodirenden Stoffes abhängt, dafür sprechen noch weitere Thatsachen.

Wäre es nicht so, so müsste erhöhte Wärme bei allen Schmetterlingen eine bestimmte Farbe stets in derselben Weise verändern, stets also in dieselbe andere Farbe umwandeln. Dem ist aber nicht so, denn während *Polyommatus Phlaeas* im Süden schwarz wird, wird die ebenfalls rothe *Vanessa Urticae* im hohen Norden schwärzer, und viele andere den Entomologen wohlbekannte Beispiele liessen sich dafür anführen.

Dagegen finden wir umgekehrt, dass Arten von ähnlicher physischer Constitution, d. h. also nahe verwandte Arten unter dem gleichen klimatischen Einfluss in analoger Weise abändern. Ein schönes Beispiel dafür bieten unsere Weisslinge (*Pieriden*). Die mei-

sten von ihnen zeigen Saison-Dimorphismus: so *Pieris Brassicae, Rapae, Napi, Kruep ri* und *Daplidice, Anthocharis Belia* und *Belemia, Leucophasia Sinapis,* und bei allen sind die Unterschiede zwischen Winter- und Sommerform ganz ähnlicher Art; erstere zeichnet sich durch starke schwarze Bestäubung der Flügelwurzeln, durch schwärzliche oder grüne Bestäubung der Unterseite der Hinterflügel aus, während letztere statt dessen intensiv schwarze Flügelspitzen und oft auch Flecke auf den Vorderflügeln besitzt.

Nichts kann aber schlagender beweisen, wie hier Alles von der physischen Constitution abhängt, als die Thatsache, dass bei einzelnen Arten die männlichen Individuen in andrer Weise abändern, als die weiblichen. Die Stammform von *Pieris Napi* (die *var. Bryoniae*) bietet ein Beispiel. Bei allen Pieriden finden sich sekundäre Geschlechtsunterschiede, die Männchen sind anders gezeichnet als die Weibchen, die Arten sind also sexuell dimorph. Nun wurde oben schon erwähnt, dass die Männchen der von mir als Stammform aufgefassten alpin-polaren *var. Bryoniae* sich beinahe gar nicht von den Männchen unsrer deutchen Winterform (*Pieris Napi var. vernalis*) unterscheiden, während die Weibchen so bedeutend differiren ([1]). Es hat also der allmälige Klimawechsel, der die Stammform *Bryoniae* in *Napi* verwandelte, eine weit stärkere Wirkung auf das weibliche als auf das männliche Geschlecht ausgeübt. Die äussere Einwirkung war genau dieselbe, aber die Reaction des Organismus war eine verschiedene, und die Ursache der Verschiedenheit kann nirgend anders gesucht werden, als in den feinen Mischungsunterschieden, welche die weibliche von der männlichen physischen Constitution unterscheiden. Wenn wir auch ausser Stand sind, solche Unterschiede näher zu präcisiren, so dürfen wir sie doch aus solchen Beobachtungen mit voller Sicherheit als vorhanden erschliessen.

([1]) Vergleiche die Fig. 10 und 14, 11 und 15.

Ich hebe dies besonders desshalb hervor, weil nach meiner Ansicht Darwin seiner sexuellen Züchtung einen zu grossen Einfluss zuschreibt, wenn er die Ausbildung secundärer Geschlechtsunterschiede auf sie allein zurückführt. Der Fall von *Bryoniae* lehrt uns, dass sie auch aus rein inneren Ursachen auftreten können, und ehe nicht das Experiment über die Tragweite der sexuellen Zuchtwahl irgend einen Anhalt geliefert haben wird, bleibt die Ansicht berechtigt, dass der sexuelle Dimorphismus der Schmetterlinge zum grossen Theil in Verschiedenheiten der physischen Constitution der Geschlechter seine Ursache habe. Ganz anders liegt die Sache bei solchen Sexualcharakteren, welche wie die Stimme der männlichen Heuschrecken unzweifelhafte Bedeutung für das Geschlechtsleben besitzen. Diese können gewiss mit grosser Wahrscheinlichkeit von sexueller Züchtung abgeleitet werden.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, noch einen andern ähnlichen Fall anzuführen, bei welchem aber nicht das weibliche, sondern das männliche Geschlecht stärker von dem Klimawechsel betroffen wurde. Der schon oft erwähnte *Polyommatus Phlaeas* ist in unsern Breiten, wie im hohen Norden in beiden Geschlechtern vollkommen gleich in Farbe und Zeichnung, ebenso im Süden in seiner Wintergeneration. Die Sommergeneration aber zeigt einen leichten sexuellen Dimorphismus, der darin besteht, dass bei den Weibchen das Roth der Vorderflügel weniger vollständig von Schwarz verdeckt wird, als bei den Männchen.

IV. Warum sind nicht alle Polygoneuonten saison-dimorph?

Wenn wir als erwiesen annehmen dürfen, dass der Saison-Dimorphismus nichts Anderes ist, als die Spaltung einer Art in zwei Klima-Varietäten an ein und demselben Wohnorte, so drängt sich sogleich die weitere Frage auf, warum nicht

alle Polygoneuonten (Arten welche mehr als *eine* Generation im Jahre produciren) saisondimorph geworden sind.

Um diese zu beantworten, ist es nöthig, näher auf die Entwicklung dieses Saison-Dimorphismus einzugehen. Offenbar beruht dieselbe auf einer eigenthümlichen Art der Vererbung, einer sprungweisen, periodischen, die man versucht sein könnte, mit der von Darwin zuerst hervorgehobenen Vererbung in correspondirendem Lebensalter zu identificiren. Sie fällt indessen keineswegs mit dieser völlig zusammen, wenn sie auch eine grosse Analogie mit ihr besitzt und in letzter Instanz auf ein und demselben Grunde beruhen muss.

Die Darwin'sche « Vererbung in correspondirendem Lebensalter », oder wie Haeckel sie nennt, die « homochrone Vererbung » charakterisirt sich dadurch, dass neue Charaktere stets in demjenigen Lebensalter des Individuums auftreten, in welchem sie zuerst bei seinen Voreltern auftraten; ein Satz, dessen Richtigkeit streng erwiesen wurde, da Fälle bekannt sind, in welchen das erste Auftreten eines neuen (vorzüglich pathologischen) Charakters, sowie seine Vererbung durch mehrere Geschlechter beobachtet wurde. Auch die saisondimorphen Schmetterlinge können einen weiteren Beleg dazu liefern und zwar in besonders werthvoller Weise. Sie zeigen nämlich, dass nicht etwa nur plötzlich entstandene, also wohl aus rein innern Ursachen hervor gegangene Abweichungen diesen Vererbungsmodus einhalten, sondern dass allmälig entstandene, von Generation zu Generation sich häufende, auf Anstoss äusserer Einflüsse hervorgerufene Charaktere sich nur auf diejenigen Lebensstadien vererben, in welchen diese Einflüsse sich geltend machten oder noch machen. Bei allen saisondimorphen Schmetterlingen, welche ich genau untersuchen konnte, fand ich die Raupen der Sommer-und Wintergenerationen völlig identisch; die Einflüsse, welche auf die Puppen einwirkend, die Imagines in zwei klimatische Formen gespalten hatten, waren also ohne alle Einwirkung auf die früheren Entwicklungssta-

dien geblieben. Ich führe speciell an, dass die Raupen sowohl als die Puppen und Eier von *Vanessa Levana* bei der Sommer-und Winterform ganz gleich sind und dasselbe ist der Fall in allen der genannten Stadien von *Pieris Napi* und *Pieris Bryoniae.*

Es soll hier nicht versucht werden, tiefer in das Wesen der Vererbungserscheinungen einzudringen; es genügt das Gesetz bestätigt zu haben, dass Einflüsse, welche nur in bestimmten Entwicklungsstadien des Individuums eintreten, auch wenn sie nicht plötzlich, sondern cumulativ wirken, doch nur dieses einzige Stadium verändern, ohne alle Nachwirkung auf spätere oder frühere Stadien.

Offenbar ist dieses Gesetz von der grössten Wichtigkeit für das Verständniss der Metamorphose. Lubbock ([1]) hat kürzlich in geistreicher Weise entwickelt, wie man sich die Entstehung der Metamorphose bei den Insecten durch indirecte Einwirkung verschiedener Lebensbedingungen in den verschiedenen Lebensaltern einer Art erklären kann, wie die beissenden Mundtheile einer Raupe sich durch Anpassung an eine andre Ernährungsweise in späterem Alter in saugende umwandeln konnten; eine solche Anpassung verschiedener Entwicklungsstadien einer Art an verschiedenartige Lebensverhältnisse würde aber niemals zur Metamorphose führen können, wenn nicht das Gesetz der homochronen oder periodischen Vererbung die allmäligen Errungenschaften eines bestimmten Lebensalters auch nur auf dasselbe Lebensalter der folgenden Generation übertrüge.

Die Entstehung des Saison-Dimorphismus beruht nun auf der Herrschaft eines ganz ähnlichen Gesetzes, oder genauer einer Vererbungsform, welche sich von der eben betrachteten nur dadurch unterscheidet, dass sie sich hier nicht auf die Stadien der Ontogenese, sondern auf eine ganze Generationsfolge bezieht. Diese Vererbungsform würde sich etwa so formuliren lassen: Wenn umstimmende Einflüsse al-

([1]) On the Origin and Metamorphoses of Insects. London 1874.

ternirend eine Reihe von Generationen treffen, so entsteht ein Cyclus von Generationen, indem die Abänderungen sich nur auf die von dem abändernden Einflusse getroffenen Generationen vererben, nicht aber auf die dazwischen liegenden. Charaktere, welche durch den Einfluss des Sommerklimas entstanden, vererben sich nur auf die Sommergenerationen, bei den Wintergenerationen bleiben sie latent, ganz ebenso wie die beissenden Mundtheile der Raupe im Schmetterling latent bleiben und erst in dem Raupenstadium der folgenden Generation wieder hervortreten. Auch dies ist keine blosse Hypothese, sondern der unabweisliche Schluss aus den Thatsachen. Sobald man zugiebt, dass meine Auffassung des Saison-Dimorphismus als einer doppelten Klima-Varietät richtig ist, so folgt daraus unmittelbar das Gesetz der cyclischen ([1]) Vererbung, wie ich es zum Unterschied von der die Stadien der Ontogenese betreffenden homochronen Vererbung nennen möchte. Diese cyclische Vererbung bildet offenbar die Grundlage aller jener Erscheinungen welche man unter dem Namen des Generationswechsels zusammenfasst, wie dies später entwickelt werden soll.

Es verhalten sich also die aufeinander folgenden Generationen hier genau ebenso, wie dort die Entwicklungsstadien eines Individuums, und es muss erlaubt sein, daraus den Rückschluss zu ziehen, dass in der That — wie wir es aus andern Gründen schon lange annehmen — eine Generation nur ein Entwicklungsstadium im Leben der Art ist. Es scheint mir darin eine schöne Bestätigung für die Richtigkeit der Entwicklungslehre (Descendenztheorie) zu liegen.

([1]) Anm. Ich dachte zuerst daran die beiden Formen cyclischer oder homochroner Vererbung als ontogenetisch-und phyletisch-cyclische zu bezeichnen. Ersteres wäre stets richtig, Letzteres aber passte zwar beim Generationswechsel, bei welchem wirklich zwei oder mehrere phyletische Stadien miteinander abwechseln, nicht aber bei allen den Fällen, welche ich (siehe unten!) der Heterogonie zurechne und bei welchen, wie grade beim Saison-Dimorphismus, eine Reihe von Generationen desselben phyletischen Stadiums den Ausgangspunkt bildet.

Wenn nun aber — um zu der in diesem Abschnitt zu lösenden Frage zurückzukehren — der abwechselnde Einfluss von Kälte im Winter und Wärme im Sommer nach dem Gesetz der cyclischen Vererbung zur Ausbildung einer Winter- und Sommerform führen muss, warum — so müssen wir abermals fragen — finden wir nicht bei allen Polygoneuonten unter den Schmetterlingen die Erscheinung des Saison-Dimorphismus?

Man wird zuerst daran denken, dass nicht alle Arten die gleiche Empfindlichkeit gegen Temperatur-Einflüsse zu haben brauchen; ja es lässt sich sogar aus den qualitativ so sehr verschiedenen Differenzen zwischen Winter-und Sommerform der verschiednen Arten mit Bestimmtheit eine verschieden grosse Empfänglichkeit für den modificirenden Einfluss der Temperatur ableiten. Allein damit reicht man zur Erklärung nicht aus; denn es giebt Schmetterlinge, die überall, wo sie vorkommen, zwei völlig gleiche [1] Generationen produciren und dennoch unter verschiedenem Klima als Klima-Varietät auftreten. So *Pararga Egeria* (Fig. 23) deren südliche Varietät *Meione* (Fig. 24) sogar noch durch eine Mittelform der ligurischen Küste mit ihr verbunden wird. Hier besteht also eine entschiedene Reactionsfähigkeit auf Temperatureinflüsse, und doch ist keine Scheidung in Sommer-und Winterform eingetreten.

Man könnte nun daran denken, eine verschiedene Art der Vererbung als Ursache des verschiedenen Verhaltens anzunehmen, also einfach zu sagen: nicht immer werden Veränderungen, welche durch Klimawechsel erzeugt wurden, alternirend vererbt, d. h. nur auf die correspondirenden Ge-

[1] Anm. Es beruht auf einem Jrrthum, wenn der sonst sehr genaue Meyer-Dürr in seinem « Verzeichniss der Schmetterlinge der Schweiz » (1852) S. 207 angiebt, die Winter-und Sommergeneration von *P. Egeria* unterschieden sich durch kleine Abweichungen im Flügelschnitt und in der Zeichnung. Die Charaktere, welche Meyer für die Sommerform angiebt, passen viel mehr auf das weibliche Geschlecht. Es besteht bei dieser Art ein sehr geringfügiger sexueller Dimorphismus, aber kein Saison-Dimorphismus.

nerationen, sondern zuweilen auch **kontinuirlich**, also so, dass sie in jeder Generation zu Tage treten, in keiner blos latent vorhanden sind. Die Ursachen warum in einem bestimmten Falle die eine oder die andere Vererbungsform einträte, könnten dann nur innere, d. h. im Organismus selbst gelegene sein, und über ihr eigentliches Wesen liesse sich einstweilen so wenig aussagen, als über das Wesen irgend eines Vererbungs-Vorganges. In ähnlicher Weise hat Darwin eine doppelte Art der Vererbung in Bezug auf die neuen Charaktere angenommen, welche durch geschlechtliche Züchtung hervorgerufen werden; bei der einen bleiben diese Charaktere auf das Geschlecht beschränkt, welches sie erwarb; bei der andern werden sie auch auf das andere Geschlecht vererbt, ohne dass sich angeben liesse, warum in einem bestimmten Falle die eine oder die andere Form der Vererbung eintritt.

Bei der sexuellen Züchtung mag diese Art der Erklärung statthaft sein, da es nicht undenkbar ist, dass gewisse Charaktere von der physischen Natur des einen Geschlechtes nicht so leicht, oder selbst gar nicht hervorgebracht werden können, als von der des andern Geschlechtes; in unserm Falle aber kann in der physischen Constitution der einen Generation unmöglich ein Hinderniss zur Übernahme eines vererbten Charakters liegen, insofern diese Constitution vor dem Eintritt des Dimorphismus bei allen aufeinanderfolgenden Generationen gleich war und erst durch den ungleichen Einfluss der Temperatur auf die alternirenden Generationen jeden Jahres, in Verbindung mit cyclischer Vererbung insoweit ungleich geworden ist, dass daraus ein Wechsel der Artcharaktere resultirt. Wenn dass Gesetz der cyclischen Vererbung überhaupt ein Gesetz ist, dann muss es auch in allen Fällen Geltung haben, und es kann niemals vorkommen, dass Charaktere, welche von der Sommergeneration erworben wurden, auch auf die Wintergeneration von vorn herein vererbt werden.

Ich will zwar die Möglichkeit nicht in Abrede stellen, dass später, nachdem sehr zahlreiche Generationen hindurch alternirende Vererbung streng eingehalten wurde, ein Moment eintritt, wo der überwiegende Einfluss mehrfacher Sommergenerationen sich schliesslich auch bei der Wintergeneration derart geltend macht, dass die Sommer-Charaktere nun auch bei ihr zum Vorschein kommen, statt wie bisher latent zu bleiben. Man könnte sich vorstellen, dass auf diese Weise zuerst nur wenige, später immer zahlreichere Individuen der Sommerform sich annähern, bis schliesslich der ganze Dimorphismus verschwunden und die Art wieder monomorph geworden wäre, bis also die neue Gestalt der Art die Alleinherrschaft errungen hätte. Eine solche Vermuthung würde sich sogar jetzt schon durch einige Thatsachen stützen lassen, wie denn oben bereits eine der Theorie scheinbar widerstreitende Beobachtung an *Vanessa Levana* in diesem Sinne gedeutet wurde. Ich meine die Thatsache, dass zuweilen einzelne Schmetterlinge der Wintergeneration noch im Oktober ausschlüpfen und zwar in der Prorsaform, statt wie die andern zu überwintern und im nächsten Frühjahr in der Levanaform zu erscheinen. Auch die Thatsache, dass die Winterform von *Pieris Napi* im weiblichen Geschlecht nicht mehr die auffallende Färbung der Stammform *Bryoniae* beibehalten hat, liesse sich als Beeinflussung der Wintergeneration durch die mehrfachen Sommergenerationen deuten, und nicht minder kann die Doppelgestalt der Frühjahrsgeneration bei *Papilio Ajax* durch allmälige Umwandlung der alternirenden Vererbung in continuirliche ihre Erklärung finden, wie oben bereits angeführt wurde. Alle diese Fälle sind aber vielleicht auch anderer Auslegung fähig, jedenfalls kann über die Richtigkeit der Vermuthung erst durch weitere Thatsachen entschieden werden.

Sollte indessen dieselbe sich auch als richtig herausstellen, so würde mit ihrer Hülfe sich doch das Fehlen des Saison-Dimorphismus bei Fällen wie *Pararga Egeria* und *Meione* nicht erklären lassen, da hier nur e i n e Sommergeneration vor-

kommt, also ein Überwiegen der Sommercharaktere in Bezug auf die Vererbung nicht angenommen werden kann. Man muss sich somit nach einer andern Erklärung umsehen, und ich glaube sie in dem Umstand zu finden, dass die genannten Schmetterlinge nicht als Puppen überwintern, sondern als Raupen, dass somit die Winterkälte nicht die Entwicklungsvorgänge direct beeinflusst, durch welche das vollendete Insect in der Puppe sich ausbildet. Grade darauf aber scheint es bei der Entstehung jener Färbungsunterschiede anzukommen, welche wir als Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge bezeichnen.

Es geht dies mit grösster Wahrscheinlichkeit aus den oben angeführten Versuchen hervor. Man kann es schon daraus schliessen, dass die Eier, Raupen und Puppen bei der Sommer- und Wintergeneration bei allen darauf untersuchten saisondimorphen Arten völlig gleich sind; nur das Stadium des Schmetterlings zeigt sich verschieden. Weiter daraus, dass Temperatur-Einflüsse, welche die Raupe treffen, niemals eine Veränderung des Schmetterlings nach sich ziehen, sowie endlich daraus, dass die künstliche Hervorrufung des Rückschlags der Sommer- in die Winterform nur durch Einwirkung auf die Puppe zu erzielen ist.

Wir dürfen annehmen, dass zur Eiszeit nicht alle Monogoneuonten als Puppen den Winter überdauerten, da auch heute noch eine ganze Anzahl von ihnen im Raupenstadium überwintern (z. B. *Satyrus Proserpina* u. *Hermione*, *Epinephele Eudora*, *Janira*, *Tithonus*, *Hyperantus*, *Ida* u. s. w.). Als nun das Klima wärmer wurde und in Folge davon bei vielen dieser Monogoneuonten sich allmälig eine zweite Generation einschob, folgte daraus doch keineswegs mit Nothwendigkeit auch eine Verschiebung der Wintergeneration, derart, dass nun die Puppen, statt früher die Raupen überwinterten. Es lässt sich sogar a priori leicht darthun, dass wenn überhaupt eine Verschiebung der Wintergeneration eintrat, dies nur in umgekehrter Richtung geschehen konnte,

nämlich so, dass Arten, welche früher als Raupen den Winter zubrachten, nun im Ei überwinterten, solche aber, welche früher als Puppen überwinterten, jetzt als Raupen. Das Einschieben einer Sommergeneration muss nothwendig das Absetzen derjenigen Brut, welche überwintert, weiter gegen das Ende des Sommers vorrücken; der Rest des Sommers, welcher zur Entwicklung der Eier und Räupchen dienen soll, wird möglicherweise nicht mehr bis zur Verpuppung ausreichen, und die Art, welche als Puppe überwinterte, solange sie monogoneuontisch war, wird jetzt vielleicht als Raupe überwintern müssen.

Eine *derartige* Verschiebung ist denkbar; *gewiss* aber ist es, dass viele Arten überhaupt gar keine Verschiebung ihrer Entwicklung erlitten, als sie aus Mono- zu Digoneuonten wurden. Es geht dieses daraus hervor, dass bei vielen Arten aus der Familie der Satyriden, welche heute Digoneuonten sind, die Überwinterung im Stadium der Raupe geschieht, also ganz ebenso wie bei den monogoneuontisch gebliebenen Arten derselben Familie.

Bei allen Digonoeuonten aber, deren Wintergeneration in der Raupenform überwintert, können wir nicht erwarten Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge anzutreffen, da bei ihnen das Puppenstadium ihrer beiden Generationen nahezu denselben Temperatureinflüssen ausgesetzt ist.

Man wird daher zu dem Satze geführt, dass *bei Tagschmetterlingen überall da Saison-Dimorphismus entstehen muss, wo die Puppen der alternirenden Jahresgenerationen sehr verschiedenen Temperatur-Einflüssen in regelmässigem Wechsel und lange Zeiträume hindurch ausgesetzt waren.*

Damit stimmen die Thatsachen, insofern die meisten Schmetterlinge, welche Saison-Dimorphismus zeigen, auch im Puppenstadium überwintern. So ausser *Vanessa Levana*,

alle Pieriden, *Papilio Machaon*, *Pap. Podalirius*, *Pap. Ajax.* Indessen darf nicht verschwiegen werden, dass Saison-Dimorphismus auch bei einigen Arten vorkommt, welche nicht als Puppen, sondern als Raupen überwintern, wie dies z. B. bei der sehr stark dimorphen *Lycaena Amyntas* der Fall ist. Aber solche Fälle lassen sich auf verschiedene Weise erklären.

Einmal hängt die Bildung einer Klima-Varietät — und als solche müssen wir ja auch die Formen des Saison-Dimorphismus auffassen — keineswegs lediglich von der Grösse der Differenz ab zwischen der Temperatur, welche auf die Puppen der primären, und der Temperatur, welche auf die der secundären Form einwirkte; sie wird vielmehr durch die absolute Temperaturhöhe bestimmt, welche das Puppenstadium trifft. Es geht dies unzweifelhaft daraus hervor, dass manche Arten, wie unser gemeiner Schwalbenschwanz, *Pap. Machaon* und der Segelfalter, *Pap. Podalirius* in Deutschland und dem übrigen gemässigten Europa keine Unterschiede in der Färbung erkennen lassen zwischen ihrer ersten Generation, deren Puppen überwintern und der zweiten, deren Puppenzeit in den Juli fällt, während dieselben Schmetterlinge im südlichen Spanien und Italien in geringem Grade saisondimorph werden. Die unter dem Einflusse der sicilianischen Sommerhitze sich entwickelnden Schmetterlinge haben sich, wenn auch nur in geringem Grade zu klimatischen Varietäten umgebildet. Noch klarer beleuchtet diese Verhältnisse folgende Reflexion. Die mittlere Temperatur von Winter und Sommer in Deutschland differirt um 14, 9° R, also viel bedeutender, als die des deutschen und sicilianischen Sommers, welche nur um 3, 6° R, aus einander stehen; dennoch sind Winter- und Sommergeneration von *Pap. Podalirius* in Deutschland gleich geblieben, die Sommergeneration in Sicilien aber zur Klima-Varietät geworden; in der geringen Steigerung der mittleren Sommer-Temperatur von 15, 0° R (Berlin) auf 19, 4° R (Palermo) muss also die Ursache der Abänderung liegen. Es tritt demnach bei einer bestimmten absoluten Temperaturhöhe die Tendenz zum Va-

riiren in bestimmter Richtung ein, un zwar ist diese Höhe verschieden für die verschiedenen Arten. Letzteres geht daraus hervor, dass erstens der Unterschied zwischen Sommer- und Winterform bei verschiedenen Arten sehr ungleich gross ist, und dass zweitens viele Digoneuonten in Deutschland noch monomorph sind und erst in Südeuropa saisondimorph werden. So die ebenerwähnten *Pap. Machaon* und *Podalirius*, wie auch *Polyommatus Phlaeas*. Der verdienstvolle Zeller hat auf seiner italienischen Reise vom Jahre 1846-47 eine ziemlich grosse Anzahl von Tagschmetterlingen als in schwachem Grade saisondimorph erkannt, welche es in unserm Klima nicht sind ([1]).

So würde sich also das Vorkommen von Saison-Dimorphismus bei Arten welche wie *Lycaena Amyntas* als Raupen, nicht als Puppen überwintern, einfach daraus erklären, dass die Wintergeneration die primäre Form war, und dass die Steigerung der Sommerwärme seit der Eiszeit beträchtlich genug war, um bei dieser Art die allmälig sich zwischenschiebende zweite Generation zur Abänderung zu veranlassen. Doch lässt sich der Dimorphismus von *Lyc. Amyntas* noch auf andere Weise erklären.

Es könnte nämlich hier eine Verschiebung der Entwicklungszeit stattgefunden haben und zwar in dem oben schon als möglich zugegebenen Sinn, dass die Art früher im Puppenstadium überwinterte, später aber durch das Einschieben einer Sommergeneration in ihrer Entwicklung verrückt wurde und als Raupe überwintern musste. War dies der Fall, dann hat sich die jetzige Winterform, *var. Polysperchon* unter dem Einfluss des Winterklima's festgestellt, sie ist eine ächte Winterform und hatte auch nach der angenommenen Verrückung ihrer Entwicklung keinen Grund, sich umzuwandeln, da die Temperatur des ersten Frühjahrs, in welches heute ihre Verpuppung fällt, dazu nicht hinreichend hoch ist. Dagegen

([1]) Ph. C. Zeller Bemerkungen über die auf einer Reise nach Italien und Sicilien gesammelten Schmetterlingsarten. Isis 1847, II-XII.

konnte sich die eingeschobene zweite Generation, deren Puppenperiode mitten in den Hochsommer fällt, sehr wohl zu einer abweichenden Sommerform gestalten.

Diese Erklärung fällt genau genommen mit der vorigen zusammen, mit der sie den Ausgangspunkt gemein hat, die Voraussetzung nämlich, dass hier wie bei *Vanessa Levana* und den Pieriden die Winterform die primäre ist, dass also der Dimorphismus von der gegebenen Winterform ausgeht und nicht die Entstehung dieser es ist, was erklärt werden soll, sondern die der Sommerform. Ob nun die Winterform sich durch Einwirkung der Winter- oder der Frühjahrs-Temperatur gebildet hat, ist für die Beurtheilung des einzelnen Falles insofern gleichgültig, als wir doch ausser Stande sind, anzugeben, wie stark die Temperatur-Erhöhung sein müsse, um eine bestimmte Art zum Abändern zu zwingen.

Theoretisch ist nun auch der andere Fall denkbar, dass bei irgend welchen Arten die Sommerform die primäre war, und dass durch Wanderung nach Norden die Art in ein Klima gerieth, welches ihr zwar noch gestattete, zwei Generationen hervorzubringen, das Puppenstadium der einen Generation aber der Winterkälte aussetzte und so zur Bildung einer sekundären Winterform den Anlass gab. In diesem Falle würde allerdings das Überwintern als Puppe unerlässlich zur Entstehung eines Saison-Dimorphismus sein.

Ob dieser Fall in Wirklichkeit vorkommt, ist mir in hohem Grade zweifelhaft, so viel kann jedenfalls mit Bestimmtheit behauptet werden, dass der erstere Fall bei Weitem der häufigere ist. Durch die schönen Untersuchungen von Ernst Hoffmann ([1]) ist mit grosser Evidenz nachgewiesen worden, dass bei weitem die Mehrzahl aller europäischen Tagfalter nicht von Süden her, sondern aus Sibirien einwanderte. Von 281 Arten sind nach Hoffmann 173 aus Sibirien, nur 39 aus dem südlichen Asien und nur acht aus Afrika einge-

([1]) Isoporion der europäischen Tagfalter. Stuttgart 1873.

wandert, nachdem während der kältesten Periode der Eiszeit gar keine (?) oder doch nur sehr wenige Arten nördlich von den Alpen übrig geblieben waren. Somit waren die meisten Schmetterlinge, welche heute Europa bewohnen, seit ihrer Einwanderung einer allmälig zunehmenden Wärme ausgesetzt. Wenn sich bei ihnen Saison-Dimorphismus entwickelte, so muss stets die Sommerform die sekundäre gewesen sein, wie dies die Rückschlagversuche bei *Pieris Napi* und *Vanessa Levana* auch bewiesen haben.

Alle mir als saisondimorph bekannten Schmetterlinge finden sich bei Hoffmann unter der Rubrik der sibirischen Einwanderer, mit Ausnahme von zwei Arten, der *Anthocharis Belemia*, welche unter den aus Afrika eingewanderten aufgeführt wird, und der *Pieris Krueperi*, welche über Kleinasien eingewandert sein mag, wie sie denn auch heute noch nicht weiter nach Westen vorgedrungen ist, als Griechenland. Aus einer Wanderung in der Richtung von Ost nach West kann ein bedeutender Klimawechsel kaum abgeleitet werden, und der Ursprung des Saison-Dimorphismus bei *Pieris Krueperi* kann daher nur auf derselben Ursache beruhen, wie der der sibirischen Einwanderer, nämlich auf der allgemeinen Wärmezunahme der nördlichen Halbkugel seit der Eiszeit. Auch bei dieser Art muss die Winterform die primäre Form sein. Bei *Anthocharis Belemia* dagegen kann die Wanderung von Afrika aus nach Norden wohl eine Versetzung in kühleres Klima bedeutet und eine secundäre Winterform veranlasst haben, wenn sich auch darüber nichts Sicheres aussagen lässt, weil wir die Zeit der Einwanderung in Südeuropa nicht näher kennen und sich eine Wanderung auch ohne Klimawechsel denken lässt, wenn sie nämlich Schritt hielt mit der seit der Eiszeit allmälig zunehmenden Wärme der nördlichen Halbkugel.

Entscheidend würde hier nur der Versuch sein. Wenn die Sommergeneration, *var. Glauce* die primäre Form war, so wird es nicht möglich sein, durch Einwirkung von Kälte auf die Puppen derselben die Winterform *Belemia* hervorzurufen, während es dagegen gelingen muss, die Puppen der Win-

tergeneration durch Wärme zum Rückschlag in die Glauce-Form zu veranlassen, wenigstens theilweise und mehr oder weniger vollständig. Übrigens soll keineswegs behauptet werden, dass es sich so verhalten müsse. Ich bin im Gegentheil der Ansicht, dass auch hier die Winterform die primäre ist. Die Wanderung nach Norden (von Afrika nach Südspanien) war eine allzu geringfügige, und die Winterform findet sich heute ebensowohl in Afrika als in Spanien.

V. Beziehungen zum Generationswechsel.

Schon von *Wallace* ist der Saison-Dimorphismus als Generationswechsel bezeichnet worden, und wenn damit nichts weiter gesagt sein soll, als dass ein regelmässiger Wechsel verschieden gestalteter Generationen stattfindet, so kann man ihm diesen Namen nicht bestreiten. Damit ist indessen auch nicht viel gewonnen, solange nicht nachgewiesen wird, dass beiden Erscheinungen die gleichen Ursachen zu Grunde liegen, dass sie somit in Wahrheit analoge Vorgänge sind. Die Ursachen des Generationswechsels aufzufinden ist aber bis jetzt noch kaum versucht worden und dies aus guten Gründen: es fehlte dazu an jedem Material. Häckel hat wohl als der Einzige in neuester Zeit diese complicirten Erscheinungen in ihrer Gesammtheit einer eingehenden Untersuchung unterworfen; und gelangte dabei zu der Überzeugung, dass man die verschiedenen Formen der Metagenese in zwei entgegengesetzte Reihen vereinigen könne. Er unterscheidet eine progressive und eine regressive Reihe und versteht unter ersterer diejenigen Fälle, « welche gewissermassen sich noch auf dem Übergangsstadium von der Monogonie zur Amphigonie (ungeschlechtlichen zur geschlechtlichen Fortpflanzung) befinden, deren frühere Stammeltern also niemals ausschliesslich auf geschlechtlichem Wege sich fortpflanzten » (Trematoden, Hydromedusen). Bei der entgegengesetzten Form der Metagenese, der regressiven nimmt Häckel einen « Rückschlag der Amphigonie in die

Monogonie » an, und zwar bei allen solchen Arten, welche heute einen regelmässigen Wechsel von Amphigonie und Parthenogonie aufweisen (Aphiden, Rotatorien, Daphniden, Phyllopoden u. s. w.)

Ich kann Häckel im Wesentlichen nur vollkommen beistimmen. Aus der blossen Betrachtung der Erscheinungen des Generationswechsels, wie sie uns heute vorliegen, scheint auch mir mit grosser Sicherheit geschlossen werden zu können, dass diese vielgestaltigen Fortpflanzungsweisen auf mindestens zwei verschiednen Hauptwegen entstanden sein müssen, die man wohl auch so formuliren kann, wie es von Häckel geschehen ist.

Ich möchte indessen eine etwas andere Auffassungsweise vorziehen, die Fortpflanzungsweise, ob geschlechtlich oder ungeschlechtlich, nicht als entscheidendes, sondern nur als secundäres Moment betrachten, und den Versuch wagen, die Erscheinungen des Generationswechsels (im weiteren Sinne) ihrem Ausgangspunkte nach in zwei grosse Gruppen zu sondern, von denen die eine als genuine Metagenese, die andere als Heterogonie bezeichnet werden könnte ([1]). Der Ausgangspunkt für die Metagenese ist eine phyletisch ungleichwerthige Formenreihe, für die Heterogonie aber ist er eine Reihe phyletisch gleichwerthiger Formen, soweit wir heute urtheilen können, stets eine Reihe gleichgestaltiger Geschlechtsgenerationen. Erstere würde so ziemlich mit der progressiven, Letztere mit der regressiven Metagenese Häckel's zusammenfallen. Die Metagenese kann selbst wieder auf verschiedenen Wegen entstanden sein. Einmal aus der Metamorphose. So z. B. bei der Fortpflanzung der berühmten Cecidomyien mit ammenden Lar-

([1]) Anm. Es ist gewiss vorzuziehen, die Bezeichnung « Metagenese » in diesem specielleren Sinne anzuwenden statt eine neue dafür einzuführen. Als allgemeine, die Metagenese und Heterogonie umfassende Bezeichnung bliebe dann das « Wort » Generationswechsel, wenn man nicht vorzieht, « cyclische Fortpflanzung » zu sagen. Letzteres würde sich dann gut der « metamorphischen » gegenüber stellen lassen.

ven. Offenbar ist die Fähigkeit dieser Larven, sich ungeschlechtlich zu vermehren erst sekundär erworben worden, wie schon daraus hervorgeht, dass es zahlreiche Arten derselben Mückengattung giebt, deren Larven sämmtlich nicht ammen, dann aber auch daraus, dass diese Larven selbst unzweifelhaft sekundäre Formen sind, entstanden durch Anpassung dieses phyletischen Entwicklungstadiums an eine von den späteren Stadien sehr abweichende Lebensweise. In der Gestalt, welche sie heute besitzen, können diese Larven niemals die Rolle des Endstadiums der Ontogenese gespielt, können also auch nicht etwa früher die Fähigkeit geschlechtlicher Fortpflanzung besessen haben. Der Schluss scheint unabweislich, dass die Metagenese hier von der Metamorphose ausgegangen ist, d. h. dass ein Stadium der Ontogenese durch Erlangung ungeschlechtlicher Fortpflanzung die ursprünglich vorhandene Metamorphose in Metagenese verwandelt hat.

Für solche Fälle hat Lubbock [1] vollständig Recht, wenn er den Generationswechsel kürzlich aus der Metamorphose abzuleiten suchte. Allein abgesehen von der Heterogonie lässt sich eine grosse Reihe von Fällen ächter Metagenese von diesem Gesichtspunkt aus nicht verstehn.

Mit Häckel wird man annehmen müssen, dass der Generationswechsel der Hydromedusen und Trematoden nicht wie bei jener *Cecidomyia* darauf beruht, dass Larvenstadien die Fähigkeit erlangten zu ammen, sondern dass die niedern Entwicklungsstadien dieser Arten diese Fähigkeit von jeher besessen und nur beibehalten haben. Die heute lebenden ammenden Larven der Trematoden können möglicherweise früher einmal zugleich auch geschlechtlich sich vermehrt haben, heute aber hat sich diese Vermehrungsweise auf ein phyletisch späteres Stadium übertragen. Hier wäre demnach die Metagenese nicht eigentlich aus der Metamorphose hervorgegangen, sondern hätte sich im Lauf der phyletischen Entwicklung dadurch gebildet, dass

(1) A. a. O. Capitel IV

die phyletisch jüngeren Stadien zwar die Fähigkeit sexueller Fortpflanzung abgegeben, die der ungeschlechtlichen Vermehrung aber beibehalten hätten. Ein dritter Weg, auf welchem Metagenese entstehen kann wäre dann der durch Polymorphose. Sobald dieselbe mit Stockbildung d. h. mit ungeschlechtlicher Vermehrung verbunden ist, also vor Allem bei den Hydrozoen muss sich aus ihr Metagenese entwickeln können. Nicht die successiven Umwandlungsstadien ein und desselben physiologischen Individuums sind hier der Ausgangspunkt des Generationswechsels, sondern die verschiedenen gleichzeitig nebeneinander lebenden Formen, in welche sich die Art durch functionelle Differenzirung der verschiedenen, an einem Stocke beisammen lebenden Individuen gespalten hat. Es bilden sich hier Individuen, welche allein die geschlechtliche Fortpflanzung übernehmen, und die Metagenese kommt dadurch zu Stande, dass diese sich von dem Stock loslösen, an welchem sie entstanden sind, während die übrigen Individuen verbunden bleiben und die ungeschlechtliche Vermehrung beibehalten. Eine scharfe Grenze zwischen diesem und dem vorher betrachteten Fall lässt sich übrigens nicht ziehen ([1]). Der Unterschied liegt nur in der Vereinigung des ganzen Zeugungskreises zu einem Stock. Gemeinsam ist beiden, dass die verschiedenen phyletischen Stadien niemals an ein und demselben Individuum (Metamorphose) sich abspielen, sondern dass mit der phyletischen Weiterentwicklung gleichzeitig auch die Metagenese entstand d. h. die Vertheilung dieser Stadien auf eine Succession von Individuen. Man könnte desshalb diese als die primäre Metagenese unterscheiden von der aus der Metamorphose hervorgegangenen secundären Metagenese.

([1]) Anm. Der Gedanke, den Generationswechsel aus der Polymorphose herzuleiten (nicht, wie gewöhnlich geschah, umgekehrt die Polymorphose aus dem Generationswechsel) ist nicht neu, wie ich erst während Durchsicht der letzten Correctur bemerke. Semper hat denselben bereits am Schlusse seiner interessanten Abhandlung « Über Generationswechsel bei Steinkorallen » u. s. w. ausgesprochen. Siehe: Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXII. 1872.

Es ist nicht meine Absicht, hier bis auf die letzten Ursachen der Metagenese zurückzugehen. Ohnehin würde man sich vorläufig auf diesem Gebiete nur in vagen Hypothesen bewegen können. Die Erscheinung des Saison-Dimorphismus, mit der es diese Arbeit in erster Linie zu thun hat, steht offenbar der Metagenese sehr fern. Hauptsächlich um dies klar zu legen wurden vorstehende Betrachtungen angestellt. Das Gemeinsame in der Entstehung der Metagenese liegt nach meiner, oben schon angedeuteten Ansicht darin, dass hier stets mehrere und zwar in aufsteigender Linie sich folgende (progressive Metagenese Häckel's) phyletische Entwicklungsstadien sich in die Fähigkeit ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung theilen, und Unterschiede finde ich bei ihr nur insofern, als erstere neu erworben (Larven der *Cecidomyia*) oder von Alters her beibehalten (Hydroiden) sein kann. Es scheint, dass dabei ohne Ausnahme die geschlechtliche Fortpflanzung den früheren Stadien verloren geht und sich auf das jüngste Stadium allein beschränkt.

Aus den Untersuchungen über den Saison-Dimorphismus geht hervor, dass hier die Entstehung eines Cyclus von Generationen auf gänzlich verschiedenem Wege entsteht. Hier werden ursprünglich gleichgestaltete Reihen von Generationen durch äussere Einflüsse ungleichartig gemacht. Dies scheint mir deshalb von grosser Wichtigkeit, weil der Saison-Dimorphismus ohne Zweifel jener Fortpflanzungsweise ganz nahe steht, welche man bisher ausschliesslich als Heterogonie bezeichnete, und weil somit die Erkenntniss seiner Entstehungsgeschichte zugleich Licht verbreiten muss über die Entstehung und das Wesen der Heterogonie im Allgemeinen.

Beim Saison-Dimorphismus ist es — wie zu zeigen versucht wurde — der directe Einfluss des Klima's, und zwar wesentlich der Temperatur, welcher die Abänderung und Umwandlung eines Theils der Generationen bewirkt; indem die Generationen abwechselnd dem Einfluss der Som-

mer- und der Wintertemperatur ausgesetzt werden, entwickelt sich ein periodischer Dimorphismus, ein regelmässiger Cyclus verschieden gestalteter Generationen. Es wurde bereits oben hervorgehoben, dass die aufeinanderfolgenden Generationen einer Art sich in Bezug auf Vererbung ganz ebenso verhalten wie die Stadien der Ontogenese und zugleich auf den Parallelismus zwischen Metamorphose und Heterogonie hingewiesen. Wenn auf ein bestimmtes Entwicklungs-Stadium Einflüsse wirken, welche im Stande sind, direkt oder indirekt Abänderungen zu erzeugen, so vererben sich diese Abänderungen immer nur auf dieses eine Stadium. Darauf beruht die Metamorphose. Ganz ebenso vererben sich Abänderungen, welche periodisch auf bestimmte Generationen z. B. die Generationen 1, 3, 5, etc. wirkten, auch nur auf diese, nicht aber auf die dazwischen liegenden. Darauf beruht die Heterogonie. Erst die Thatsache der cyclischen Vererbung lässt uns die Entstehung der Heterogonie begreifen, die Thatsache, dass sofort ein Cyclus von Generationen sich bildet, sobald dieselben unter regelmässig alternirenden Einflüssen stehen und dass in diesem Cyclus neuerworbene Abänderungen, und seien sie anfänglich noch so minimaler Natur, doch nur in die Ferne vererbt werden, nicht auf die folgende Generation, sondern stets nur auf die correspondirende, d. h. auf die unter den gleichen verändernden Einflüssen stehende. Nichts ist mehr im Stande die ausserordentlich hohe Bedeutung klar zu legen, welche die Lebensbedingungen auf die Gestaltung und Weiterentwicklung der Arten haben müssen, als diese Thatsache; Nichts kann aber zugleich besser veranschaulichen, wie ihre Macht nicht in plötzlichen, heftigen Eingriffen sich äussert, sondern vielmehr in sehr schwachen und langsamen Einwirkungen. Sehr lang fortgesetzte Häufung unmerklich kleiner Abweichungen, das erweist sich auch hier als das mächtige Zaubermittel, durch welches die Formen der lebendigen Welt umgemodelt werden. Niemand vermag, auch nicht durch Anwendung der stärksten Wärme,

die Winterform einer *Vanessa Levana* in die Sommerform umzuwandeln; aber die regelmässig auf jede zweite und dritte Generation des Iahres einwirkende Sommerwärme hat im Laufe bedeutender Zeiträume diese beiden Generationen in eine neue Form geprägt und zwar ohne dass die erste Generation dadurch mitverändert worden wäre; sie hat an ein und demselben Orte zwei verschiedene klimatische Varietäten erzeugt, wie sie in der Mehrzahl der Fälle nur an getrennten Orten vorkommen und zwar so, dass beide miteinander abwechseln, miteinander einen Cyclus von Generationen bilden, von welchem jedes Glied sich geschlechtlich fortpflanzt.

Wenn nun aber auch der Saison-Dimorphismus der Heterogonie zugerechnet werden muss, so soll doch keineswegs behauptet werden, dass die bisher allein als Heterogonie bezeichneten Fälle cyclischer Fortpflanzung mit dem Saison-Dimorphismus ganz identisch wären. Sie sind dies nur in ihrem Ausgangspunkt und ihrer Entwicklungsweise, nicht aber in dem Wirkungsmodus ihrer Abänderungsursachen.

Gemeinsam ist beiden Erscheinungen der Ausgangspunkt: gleichgestaltete (monomorphe) Geschlechtsgenerationen, sowie der Entwicklungsgang, insofern durch alternirende Einflüsse ein Generationscyclus mit allmälig divergirenden Charakteren entsteht.

Dagegen lässt die Qualität der Abänderungen, durch welche sich die sekundären Generationen von den primären unterscheiden, auf einen andern Wirkungsmodus der sie hervorrufenden Ursachen schliessen. Die Unterschiede zwischen den beiderlei Generationen sind beim Saison-Dimorphismus weit geringer, als bei den andern Fällen von Heterogonie; sie sind einmal quantitativ geringer und dann auch der Qualität nach verschieden, insofern sie solche Charaktere betreffen, welche wir als biologisch indifferente ansehen müssen ([1]). Meistens beschränken

([1]) Anm. Siehe: meine Schrift « Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung » Leipzig 1872.

sich die Verschiedenheiten auf die Zeichnung und Färbung der Flügel und des Körpers, zuweilen zeigen sich auch kleine Verschiedenheiten im Flügelschnitt, und in wenigen Fällen auch solche in der Körpergrösse (*Lycaena Amyntas*); dagegen scheint der ganze übrige Körperbau — soweit wenigstens meine Untersuchungen reichen — bei beiderlei Generationen gleich zu sein.

Ganz anders bei den übrigen Fällen von Heterogonie, wo der ganze Bau des Körpers mehr oder weniger verändert erscheint, die Körpergrösse oft sehr verschieden ist und beinahe alle innern Organe der beiderlei Generationen von einander abweichen. Schon Claus ([1]) wurde zu dem Ausspruch geführt: « für die Entstehungsweise der Heterogonie würden wir kaum eine andre Erklärung finden als die allmälige und langsam erfolgte, vortheilhafte Anpassung der Organisation an bedeutend abweichende Lebensbedingungen » und er hat gewiss damit das Richtige getroffen. In allen diesen Fällen betrifft die Abänderung nicht indifferente Charaktere, wie meistens bei den Schmetterlingen, sondern biologisch oder physiologisch wichtige Theile und wir werden dadurch genöthigt, dieselben nicht durch direkte Wirkung veränderter Lebensbedingungen entstanden zu denken, sondern durch indirekte, durch Naturzüchtung, durch Anpassung.

Der Unterschied zwischen Saison-Dimorphismus und den übrigen bekannten Fällen von Heterogonie besteht also darin, dass bei Ersterem die secundäre Form, unter welcher die Art auftritt, allein durch direkte Wirkung äusserer Einflüsse entsteht, bei Letzteren aber zugleich und zwar wahrscheinlich in überwiegendem Maasse durch indirekte Wirkung solcher Einflüsse. Beweisen lässt sich dieser Satz vorläufig nur in seiner ersten Hälfte; allein es ist im höchsten Maasse wahrscheinlich, dass auch die zweite richtig ist. Natürlich lässt sich nicht sagen, inwieweit auch bei der genuinen He-

([1]) Grundzüge der Zoologie 2. Auflage, Leipzig 1872. Einleitung.

terogonie direkte Wirkung äusserer Einflüsse mit im Spiele ist — liegen doch über ihre Entstehung noch keinerlei Versuche vor; dass aber eine etwa mitwirkende direkte Einwirkung nur eine sekundäre Rolle spielt, die Hauptursache der Abänderung aber in Anpassung liegen müsse, dass kann wohl Niemand zweifelhaft sein, der z. B. die von Leuckart entdeckte Fortpflanzung der *Ascaris nigrovenosa* in 's Auge fasst, bei welchem Wurm die eine Generation frei im Wasser lebt, die andere dagegen in der Lunge des Frosches, wo ferner die beiderlei Generationen sich in Körpergrösse und im Bau der innern Organe so sehr von einander unterscheiden, als es bei den uniformen Nematoden nur immer möglich ist.

Zum Überfluss und um möglichen Missverständnissen vorzubeugen, sei schliesslich noch bemerkt, dass die Qualität der Abänderungen, durch welche sich beiderlei Generationen unterscheiden beim Saison-Dimorphismus und der Heterogonie nicht etwa in dem Sinne verschieden sind, dass ihnen ein verschiedenes Gewicht als « Artcharaktere » beigelegt werden könnte. Besonders qualificirte Artcharaktere giebt es bekanntlich überhaupt nicht, und es wäre sehr falsch, wollte man den Unterschieden des Saison-Dimorphismus desshalb geringeres Gewicht beilegen, weil sie meist nur in Färbung und Zeichnung der Flügel bestehen. Es handelt sich hier nicht um die Frage, ob zwei Thierformen den Werth von Species oder von blossen Varietäten haben, eine Frage die nie entschieden werden wird, weil ihre Beantwortung stets von der individuellen Ansicht über das Gewicht der betreffenden Unterscheidungsmerkmale abhängt, und weil überhaupt beide Begriffe rein conventionelle sind; es handelt sich hier vielmehr lediglich darum, ob die unterscheidenden Charaktere die gleiche Constanz besitzen d. h. ob sie mit derselben Zähigkeit vererbt, mit derselben Genauigkeit auf alle Individuen in nahezu derselben Weise übertragen werden, ob sie also in einer Weise auftreten, dass sie möglicher Weise auch als Species-Charaktere benutzt werden könnten. Und in dieser Beziehung kann es keinen Augenblick zweifelhaft sein,

dass die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge genau denselben Rang einnimmt wie irgend ein anderes constantes Merkmal irgend einer andern Thiergruppe, wie die Gaumenfalten bei den Mäusen, der Zahnbau bei Säugethieren überhaupt, die Zahl und Form der Schwung- und Steuerfedern bei den Vögeln u. s. w. Man erinnere sich nur, mit welch wunderbarer Beharrlichkeit oft die minutiösesten Einzelheiten der Zeichnung bei Schmetterlingen vererbt werden. Unterscheidet der Systematiker doch nicht selten zwei nahe stehende Arten z. B. der Familie der Bläulinge (Lycaenidae) hauptsächlich nur durch die Stellung einiger unbedeutender schwarzer Pünktchen auf der Rückseite der Flügel! (*Lycaena Alexis* und *Agestis*). Und diese Diagnose erweist sich als zureichend, denn *Lyc. Alexis*, bei dem die Punkte in einer graden Linie stehen, hat andere Raupen als *Lyc. Agestis* bei welchem der mittlere Punkt zur Seite gerückt ist!

Ich halte es aus diesen Gründen auch nicht für gerechtfertigt und noch weniger für nützlich, den Di- und Polymorphismus der Schmetterlinge, weil er sich vorwiegend nur in Färbungsunterschieden bewegt, als Di- und Polychroismus zu bezeichnen und ihm desshalb eine geringere Bedeutung beizumessen ([1]). Es wäre dies nur dann gerechtfertigt, wenn den Färbungsunterschieden andere Ursachen zu Grunde lägen, als den Formverschiedenheiten im engeren Sinne. Es wurde aber gezeigt, dass durch dieselbe direkte Einwirkung des Klima's, durch welche neue Färbungen entstehen, bei einzelnen Arten auch Verschiedenheiten in der Form (Flügelschnitt, Grösse etc.) hervorgerufen werden, und umgekehrt ist es längst bekannt, wie viele schützende Färbungen nur durch indirekte Wirkung äusserer Einflusse sich erklären lassen.

Wenn ich einen Unterschied hervorhob in der Qualität der Abänderungen beim Saison-Dimorphismus und den übrigen

([1]) Siehe in dieser Beziehung die Discussion in der belg. entomolog. Gesellschaft zu Brüssel. 1873.

bekannten Fällen von Heterogonie so betrifft dieser nur die biologische oder physiologische Bedeutung der Abänderung für den abgeänderten Organismus selbst. Beim Saison-Dimorphismus verändern sich vorwiegend nur indifferente Charaktere, Charaktere welche für die Lebensfähigkeit der Art ohne jede Bedeutung sind, bei der genuinen Heterogonie aber, werden wir zur Annahme gezwungen, dass nützliche Abänderungen, oder Anpassungen eingetreten sind.

Mag man nun die Heterogonie nach meinem Vorschlag abgrenzen oder nach der bisher gültigen Weise, indem man sie entweder mehr morphologisch definirt als die cyclische Aufeinanderfolge verschieden gestalteter Geschlechtsgenerationen, oder sie mit Claus als « die Aufeinanderfolge verschiedener unter abweichenden Ernährungsverhältnissen lebender » Geschlechtsgenerationen auffasst, immer wird der Saison-Dimorphismus mit unter diesen Begriff fallen. Abweichende Ernährungsverhältnisse im weitesten Sinn werden auch durch Einwirkung verschiedenen Klima's gesetzt, und es ist erst in neuester Zeit ein Fall bekannt geworden, bei welchem es sehr wahrscheinlich auch die klimatischen Verschiedenheiten der Jahreszeiten sind welche durch Beeinflussung der Ernährungsvorgänge einen Generationscyclus erzeugt haben, ganz analog dem, wie wir ihn beim Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge beobachten, aber mit dem Unterschiede, dass die Verschiedenheit zwischen Winter- und Sommergeneration nicht, oder fast gar nicht in der Form des ausgewachsenen fortpflanzungsfähigen Thieres liegt, sondern beinah ausschliesslich in seiner Ontogenese, in dem Modus seiner Entwicklung. Eine Vergleichung dieses Falles mit den analogen Erscheinungen bei Schmetterlingen wird nicht ohne Interesse sein. Bei der merkwürdigen Süsswasser-Daphnide *Leptodora hyalina* Lilljeborg war durch P. E. Müller (1) schon seit einigen Jahren

(1) P. E. Müller, Bidrag til Cladocerners Fortplantingshistorie. 1868.

die Ontogenese studirt und nachgewiesen worden, dass dieselbe eine direkte ist, indem der Embryo, ehe er das Ei verlässt, bereits die Gestalt, die Gliedmassen und innern Organe des ausgebildeten Thieres besitzt. So wenigstens bei den Sommereiern. Nun wurde neuerdings von Sars (1) nachgewiesen, dass dieser Entwicklungsgang nur für die Sommerbrut gilt, dass dagegen die Winter-eier im Frühjahr einen Embryo entlassen, welchen nur die drei ersten Gliedmassenpaare besitzt, welcher statt der zusammengesetzten Augen nur ein einfaches unpaares Stirnauge besitzt, kurz der den Bau des *Nauplius* aufweist und erst allmälig den Bau der *Leptodora* erlangt. Die aus ihm hervorgehende reife Form unterscheidet sich durch Nichts von den späteren Generationen, als durch das Vorhandensein des unpaaren Larvenauges, welcher als kleiner schwarzer Fleck dem Gehirn des Thieres aufsitzt. Die Generationen im entwickelten Zustand unterscheiden, sich wie es scheint, nur durch dieses minutiöse Zeichen, aber die Sommergenerationen entwickeln sich direkt, die Wintergeneration dagegen durch eine Metamorphose, welche mit dem einfachsten Crustaceentypus beginnt und so ziemlich die phyletische Entwicklung der Art repräsentiren mag. Wir sehen also hier gewissermassen unter unsern Augen die Zusammenziehung einer metamorphischen Entwicklung in eine directe vor sich gehen. Es lässt sich nun allerdings nicht beweisen, was die Ursache dieser Erscheinung ist, aber es liegt nahe, oder ist im Hinblick auf die Entstehung des Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge sogar fast unvermeidlich, in den klimatisch alternirenden Einflüssen des Sommers und Winters die Ursache zu vermuthen. Dass diese direkt eine Abkürzung der Entwicklung im Sommer hervorgebracht haben, ist wohl das wahrscheinlichste und so hätten wir hier eine Heterogonie die dem Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge in doppelter Beziehung nahe verwandt ist,

(1) Sars in « Förhandlinger i Videnskabs Selskabet i Christiania » 1873, Heft 1.

einmal, insofern auch hier der Generations-Cyclus durch direkte Einwirkung äusserer Lebensbedingungen entstanden wäre, und zweitens insofern die Winterform auch hier die primäre, die Sommerform die secundäre ist.

Man hat bekanntlich bisher unter dem von Rudolph Leuckart zuerst in die Wissenschaft eingeführten Begriff der Heterogonie nur den Wechel verschieden gestalteter Geschlechtsgenerationen verstanden. Unter diesem Gesichtspunkt würde die Fortpflanzung der *Leptodora* so wenig zur Heterogonie gezählt werden können, als die von *Aphis* oder *Daphnia*, obgleich die scheinbar ungeschlechtliche Vermehrung der Winter- und eines Theils der Sommergenerationen unzweifelhaft keine Ammenzeugung, sondern Parthenogenese ist ([1]). Wie schon gesagt möchte ich indessen dem Criterium der ungeschlechtlichen Fortpflanzungsweise keine fundamentale Bedeutung zuschreiben, und zwar vor Allem deshalb, weil wir die physiologische Bedeutung beider Fortpflanzungsweisen nicht kennen, weil ferner dieses Eintheilungs princip ein ganz äusserliches ist, werthvoll nur so lange, als man noch kein besseres an die Stelle setzen konnte. Eine Scheidung der cyclischen Fortpflanzungsarten nach ihrer Genese scheint mir, — wenn überhaupt ausführbar — nicht nur werthvoller sondern gradezu allein richtig, und die Kenntniss der Entstehung des Saison-Dimorphismus scheint mir jetzt dazu die Möglichkeit zu bieten.

Wenn man wie oben angedeutet wurde, als Metagenese im engeren Sinne alle jene Fälle bezeichnet, bei welchen wir annehmen müssen, dass eine Reihe verschieden alter phyletischer Stadien den Ausgangspunkt gebildet haben, als Heterogonie aber jene Fälle bei welchen gleiche phyletische Stadien durch periodisch wirkende äussere Einflüsse zur Bildung eines Generationscyclus veranlasst wur-

([1]) Siehe meine Abhandlung « Über Bau und Lebenserscheinungen der *Leptodora hyalina* ». Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV, Heft. 3. 1874.

den, so ist es klar, dass das Gebiet der Heterogonie dadurch bedeutend ausgedehnt und zugleich scharf und bestimmt umschrieben wird.

Es gehören dann zur Heterogonie nicht nur die bisher dazu gerechnete Fortpflanzung der *Ascaris nigrovenosa*, *Leptodera appendiculata*, sowie die der Rindenläuse, sondern auch die Fortpflanzung der Aphiden, Cocciden, der Daphniden, Rotatorien, Phyllopoden, kurz alle jene Fälle bei welchen wir aus der Form, dem anatomischen Bau und der Fortpflanzungsweise der beiderlei Generationen auf ihre früher vorhandene Identität schliessen können und dieser Schluss wird wesentlich gestützt werden, durch den Vergleich mit den nächstverwandten Arten. Wenn wir z. B. die Gattung *Aphis* und Verwandte, von allen Seiten umgeben sehen von Insekten, welche sich in allen Generationen geschlechtlich fortpflanzen, so werden wir bei der grossen Ähnlichkeit im ganzen äusseren und inneren Bau der beiderlei Aphis-Generationen schon allein dadurch zu der Vermuthung gedrängt, dass die scheinbar ungeschlechtliche Fortpflanzung der Aphiden in Wahrheit Parthenogenese sei, d. h. sich aus geschlechtlicher Fortpflanzung entwickelt habe. Auch kann darüber heute kaum mehr gestritten werden, da wir wissen, dass hier sowohl als bei *Leptodora* und andern Daphniden ein und dasselbe Weibchen abwechselnd parthenogenetisch sich entwickelnde und befruchtungsbedürftige Eier hervorbringt. Bei *Lachnus Querci* ist dasselbe schon vor Jahren durch von Heyden [1] festgestellt und neuerdings von Balbiani [2] bestätigt worden.

In allen diesen Fällen kann kein Zweifel sein, dass der Generationscyclus aus phyletisch gleichwerthigen Generationen sich entwickelt hat. Aber es sind allerdings auch solche denkbar, welche weniger einfach und klar vorliegen. Vor Allem wissen wir nicht ob nicht Parthenogenese schliesslich zu gänzlich ungeschlechtlicher Zeugung herabsinken hann. Käme dies

[1] Stettin. entom. Zeit. Bd. 18. S. 83. 1857.
[2] Compt. rend. T. 77. p. 1164. 1873.

vor, so würde auch die Möglichkeit vorliegen, dass aus der Heterogonie schliesslich eine Fortpflanzungsweise hervorginge, welche von ächter Metagenese ihrer Erscheinung nach nicht zu unterscheiden wäre. Dies nämlich dann, wenn die zu ungeschlechtlicher Fortpflanzung herabsinkenden Generationen, z. B. der Blattläuse, zugleich durch Anpassung an abweichende Lebensverhältnisse ihren Bau bedeutend veränderten, etwa eine regressive Metamorphose eingingen. Wir würden dann in ihnen ein früheres phyletisches Stadium zu sehen meinen, während sie in Wahrheit ein späteres wären und das Bild der Metagenese würde sich auf dem Wege der Heterogonie gebildet haben!

Umgekehrt wäre es aber ebensowohl denkbar, dass das Bild der Heterogonie aus genuiner Metagenese heraus sich entwickeln könnte, falls nämlich Larven, welche dem geschlechtsreifen Thiere der Form nach ähnlich sind, die Fähigkeit ungeschlechtlicher Fortpflanzung erlangten. Auch diese Möglichkeit lässt sich nicht gradezu von der Hand weisen. Wären die ammenden Larven der Cecidomyien den Geschlechtsthieren etwa so ähnlich, wie die Iugendformen der Orthopteren dem geschlechtsreifen Thier, so würden wir nicht wissen können, ob sie herabgekommene Geschlechtsthiere seien, oder ächte Larven welche sich zu ungeschlechtlicher Fortpflanzung emporgeschwungen hätten. Ihre Fortpflanzung würde als Parthenogenese aufgefasst werden, und Niemand wäre im Stande, die Auffassung zu widerlegen, dass hier Heterogonie vorläge, es sei denn, er könne den Entwicklungsmodus ihrer Fortpflanzungsart darlegen, d. h. er könne nachweisen, dass die heute parthenogenisirenden Generationen früher blosse zeugungsunfähige Larvenstadien waren.

Ich habe diese letzten Betrachtungen nur angestellt, um zu zeigen auf wie schwankendem Boden wir hier noch stehen, sobald es sich um die Deutung des einzelnen Falles handelt, und wie Vieles noch zu thun übrig ist. So gewiss es scheint, dass beide Formen der cyclischen Fortpflanzung,

Heterogonie und Metagenese auf ganz getrennten Wegen entstehen, so muss doch die Möglichkeit zugegeben werden, dass unter Umständen dass Bild der jetzt vorliegenden Verhältnisse über die wahre Genese täuschen kann. Im einzelnen Fall den Weg anzugeben, auf welchem die cyclische Fortpflanzungsweise entstanden ist, wird nur durch umsichtige Prüfung und vollständige Kenntniss des jeweiligen Thatbestandes zusammen mit dem Versuch möglich werden.

VI. Allgemeine Schlüsse.

Es soll hier nicht eine Widerholung und kurze Zusammenfassung der Resultate gegeben werden, welche in Bezug auf den Saison-Dimorphismus erlangt wurden, sondern vielmehr möchte ich hier die allgemeinen Resultate hervorheben, welche aus jenen hervorgehen und zugleich solche Fragen aufwerfen, welche bisher noch gar nicht, oder nur kurz und beiläufig Besprechung fanden.

Zuerst muss constatirt werden, dass Unterschiede im Werthe von Art-Unterschieden lediglich durch direkte Wirkung äusserer Lebensbedingungen entstehen können.

Nach dem, was oben über den Unterschied zwischen den beiderlei Formen einer einzigen saisondimorphen Art gesagt wurde, kann über die Richtigkeit dieses Satzes kein Zweifel sein. Den besten Beweis liefern die älteren Systematiker, welchen die genetische Zusammengehörigkeit von beiderlei Formen noch unbekannt war und welche in unbefangener Taxirung ihrer Unterschiede in vielen Fällen beide mit besondern Species-Namen belegten. So *Vanessa Levana* und *Prorsa*, *Antocharis Belia* und *Ausonia*, *Antocharis Belemia* und *Glauce*, *Lycaena Polysperchon* und *Amyntas*.

Es kann somit kaum bezweifelt werden, dass neue Arten sich auf diesem Wege bilden können, und ich glaube, dass dies, bei den Schmetterlingen wenigstens, in ausgiebigem

Masse der Fall war und ist. Hier wohl mehr, als anderswo und zwar aus dem Grunde, weil die so auffallenden Farben und Zeichnungen der Flügel und des Körpers in den meisten Fällen ohne biologische Bedeutung, also ohne Nutzen für die Erhaltung des Individuums und somit auch der Art sind. Dieselben können somit auch nicht Gegenstand der Naturzüchtung sein.

Darwin hat dies sehr wohl eingesehen, als er die Zeichnungen der Schmetterlinge nicht von gewöhnlicher Naturzüchtung, sondern von geschlechtlicher Züchtung herzuleiten versuchte. Nach dieser Annahme tritt jede neue Färbung oder Zeichnung zuerst bei dem einen Geschlecht zufällig auf und befestigt sich bei diesem dadurch, dass sie von dem andern Geschlecht der alten Färbung vorgezogen wird. Nachdem nun der neue Schmuck z. B. bei den Männchen constant geworden ist, lässt Darwin ihn durch Vererbung theilweise oder ganz, oder auch gar nicht auf die Weibchen übertragen werden, so dass also die Art mehr oder weniger sexuell dimorph bleibt, oder aber (durch vollständige Übertragung) wieder sexuell monomorph wird.

Die Zulässigkeit einer so verschieden, gewissermassen willkürlich sich äussernden Vererbung wurde oben schon anerkannt. Hier handelt es sich um die andere Frage, ob Darwin im Rechte ist, wenn er auf diese Weise die ganze Farbenpracht der Schmetterlinge von sexueller Züchtung herleitet. Mir scheint die Entstehung des Saison-Dimorphismus, gegen diese Annahme zu sprechen, so verführerisch und grossartig sie sich auch anlässt. Wenn so bedeutende Verschiedenheiten, wie sie zwischen den Sommer-und Winterformen mancher Schmetterlinge bestehen, lediglich durch den direkten Einfluss veränderten Klima's hervorgerufen werden können, so wäre es sehr gewagt, der sexuellen Züchtung gerade hier eine grosse Bedeutung beizumessen.

Das Princip der sexuellen Züchtung scheint mir unantastbar, auch will ich nicht in Abrede stellen, dass es auch bei den Schmetterlingen wirksam ist, aber ich glaube, dass wir des-

selben, als letzten Erklärungsgrundes der Farben, entbehren können, insofern wir sehen, dass bedeutende Farbenwechsel auch ohne jeden Einfluss sexueller Züchtung eintreten können.

Es fragt sich nun, wie weit der umwandelnde Einfluss des Klima's reicht? Wenn eine Art durch Klimawechsel abgeändert hat und zwar in solchem Betrag, dass ihre neue Form den systematischen Werth einer neuen Species besitzt, kann sie dann durch Versetzung in die alten klimatischen Verhältnisse wieder in die alte Form zurückkehren? oder wird sie dann zwar abändern, aber wiederum in neuer Weise?

Die Frage ist nicht ohne Bedeutung, insofern im ersteren Falle klimatische Einflüsse von geringem Werth für Artbildung sein müssten. Es würde sich dann meistens nur ein Schwanken zwischen zwei Extremen ergeben. Wie heute bei den saisondimorphen Arten Sommer-und Winterform in jedem Jahre miteinander abwechseln, so würde dann in den grossen Abschnitten der Erdgeschichte Wärmeform mit Kälteform abwechseln. Bei andern Thiergruppen wirken sicherlich auch noch andre klimatische Einflüsse verändernd ein, bei den Schmetterlingen aber, wie ich gezeigt zu haben glaube, vor Allem die Temperatur. Diese aber kann nur zwischen ziemlich enge gesteckten Grenzen hin und her schwanken und lässt keine verschiedenartigeren Nüancirungen zu.

Es fragt sich also, ob auch die Schmetterlingsarten nur zwischen zwei Formen hin und her schwanken, oder ob vielmehr bei jedem neuen Klimawechsel (insofern er überhaupt stark genug ist, um Abänderung hervorzurufen) auch wieder eine neue Form entsteht.

So sehr auch die Rückschlagversuche an saisondimorphen Schmetterlingen das Gegentheil zu erweisen scheinen, so glaube ich doch, das Letztere annehmen zu müssen. Ich glaube, dass durch Klimawechsel niemals wieder die alten Formen entstehen, sondern immer wieder neue, dass somit allein eine periodisch sich wiederholende Veränderung des Klima's genügt, um im Laufe langer Zeiträume immer neue

Arten aus einander hervorgehen zu lassen. So wenigstens bei den Schmetterlingen.

Meine Ansicht stützt sich wesentlich auf eine theoretische Betrachtung. Es wurde oben schon betont, was aus den Versuchen unmittelbar hervorgeht, dass die Temperatur auf die physische Constitution des Individuums nicht so wirkt, wie Säure oder Alkali auf Lacmuspapier, d. h. dass nicht ein und dasselbe Individuum je nachdem es mit Kälte oder Wärme behandelt wird, diese oder jene Färbung und Zeichnung hervorbringt, sondern dass vielmehr das Klima, wenn es viele Generationen hintereinander in gleicher Weise beeinflusst hat, allmälig eine solche Veränderung in der physischen Constitution der Art hervorruft, dass diese sich auch durch andere Färbung und Zeichnung kundgibt.

Wenn nun aber diese neuerworbene, und wir wollen annehmen, durch lange Generations-Reihen hindurch befestigte physische Constitution der Art wiederum einem anhaltenden Klimawechsel unterworfen wird, so kann dieser Einfluss, auch wenn er genau derselbe ist, wie zur Zeit der ersten Artgestalt, doch unmöglich die erste Gestalt wiederum hervorrufen. Die Natur des äussern Einflusses ist zwar dann die gleiche, keineswegs aber die physische Constitution der Art! So gut aber — wie oben gezeigt wurde — ein Weissling ganz andere Abänderungen hervorbringt, als ein Bläuling oder eine Satyride unter dem abändernden Einfluss desselben Klima's, so gut — wenn vielleicht auch in geringerem Grade — muss die Abänderung, welche von der umgewandelten Art unseres Beispiels nach Eintritt des primären Klima's entsteht von jener primären Form der Art verschieden sein. Mit andern Worten: wenn auf der Erde auch nur zwei verschiedne Klimate in geologischen Perioden mit einander abwechselten, so müsste doch von einer jeden diesem Wechsel unterworfenen Schmetterlingsart eine unendliche Reihe verschiedener Artformen ausgehen.

In Wirklichkeit wird die Verschiedenheit der Klimate eine

weit grössere sein, und ein Wechsel derselben für eine bestimmte Art nicht nur durch periodische etwa anzunehmende Schwankungen der Ekliptik, sondern auch durch geologische Umgestaltungen, sowie durch Wanderungen der Arten selbst stattgefunden haben, so dass also ein steter Wechsel von Arten rein nur aus dieser einen Ursache des Klimawechsels angedauert haben muss. Wenn man bedenkt, dass viele sonst untergegangene Arten sich local erhalten haben werden und weiter jene Localformen dazuzählt, welche durch Amixie entstanden sind, so kann die ungeheure Zahl von Schmetterlingsarten nicht mehr in Erstaunen versetzen, welche wir heute auf der Erde antreffen.

Wenn aber Jemand geneigt wäre, aus meinen Rückschlag-Versuchen bei saison-dimorphen Schmetterlingen den Schluss zu ziehen, dass die secundäre Art in die primäre zurückschlagen müsse, sobald sie demselben Klima ausgesetzt werde, welches diese hervorgebracht hat, so vergisst derselbe, dass dieser Rückschlag zur Winterform eben nur ein Rückschlag ist, d. h. die durch eigenthümliche Vererbungsgesetze bedingte plötzliche Rückkehr zu einer primären Form, keineswegs aber eine allmälige Wiedererwerbung dieser primären Form unter dem allmälig wirkenden Einflusse des primären Klima's! Tritt doch der Rückschlag zur Winterform auch auf andre Einwirkungen ein z. B. auf hohe Wärme!

Derartige auf Vererbungsgesetzen beruhende Rückschläge werden gewiss auch bei solchen Transmutationen vorkommen, welche nicht alternirend mit der primären Form, wie beim Saison-Dimorphismus, sondern continuirlich eintreten. Sie werden aber vermuthlich hier rascher unterdrückt werden, als beim Saison-Dimorphismus, bei welchem durch das stete Alterniren der primären und secundären Form die Tendenz zur Hervorbringung der ersteren sich auch in der zweiten stets lebendig erhalten muss.

Dass der oben gezogene Schluss der richtige ist, dass eine secundäre Art, wenn sie wieder den äussern Bedingungen unterworfen wird, unter deren Einfluss die primäre entstan-

den war, nicht etwa wieder zu dieser zurückkehrt, das beweisen die Erfahrungen an Pflanzen. Die Botaniker (1) versichern uns, « dass Culturracen die verwildert und also unter die früheren Lebensbedingungen zurückgekehrt sind, nicht in die ursprüngliche wilde Form, sondern in irgend eine neue sich umwandeln ».

Ein zweiter Punkt, der mir vom Saison-Dimorphismus aus, Licht zu erhalten scheint ist die Entstehung von Variabilität.

Es wurde hervorgehoben dass die secundären Formen zum grossen Theil bedeutend variabler sind, als die primären. Rührt dies davon her, dass der gleiche äussere Einfluss die verschiednen Individuen einer Art zu verschiedenartigen Abänderungen veranlasst, oder ändern alle Individuen in der gleichen Richtung ab, und entsteht das Bild der Variabilität nur durch das ungleiche Tempo in welchem die einzelnen Individuen auf den äussern Reiz reagiren?

Ohne Zweifel ist das Letztere der Fall. Es geht dies schon aus den Unterschieden hervor, welche sich zwischen den verschiednen Individuen einer secundären Form zeigen. Sie sind immer nur Unterschiede des Grades nicht der Art (Qualität). So vielleicht am deutlichsten bei der so sehr variabeln *Vanessa Prorsa* (Sommerform), wo alle vorkommenden Variationen sich nur durch geringere oder grössere Entfernung von der Levana-Zeichnung unterscheiden, wie zugleich durch grössere oder geringere Annäherung an die reine Prorsa-Zeichnung, niemals aber Abänderungen vorkommen, die nach einer ganz andern Richtung hinauszielten. Es geht dies aber weiter auch daraus hervor, dass — wie oben bereits angeführt wurde — verwandte Arten und Gattungen, ja selbst ganze Familien (die Pieriden) auf den glei-

(1) Nageli. Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, München 1865. S. 25. Der Verfasser verwerthet a. a. O. diesebeigebrachte Thatsache in ganz entgegengesetztem Sinne, aber offenbar mit Unrecht.

chen äussern Reiz in derselben Art und Weise, oder besser in derselben Richtung abändern.

Es darf demnach der Satz aufgestellt werden, dass — bei den Schmetterlingen wenigstens — alle Individuen einer Art denselben äussern Reiz mit der gleichen Abänderung beantworten, dass somit die durch klimatische Einflüsse bedingten Abänderungen in ganz bestimmter Richtung erfolgen, welche bedingt ist durch die physische Constitution dieser Art.

Wenn aber selbst bei der Entstehung neuer klimatischer Schmetterlingsformen, bei welcher Naturzüchtung völlig auszuschliessen ist, und die Natur der Art selbst nachweislich die Richtung der Abänderungen bestimmt, dennoch Variabilität eintritt, so darf daraus geschlossen werden, dass überhaupt jede Umwandlung einer Art mit einem Schwankendwerden ihrer Charaktere beginnt.

Wenn wir aber die primären Formen der Schmetterlinge stets bei weitem constanter finden, so zeigt uns dies, dass fortgesetzte Kreuzung der Individuen einer Art schliesslich die Schwankungen der Form bis zu einem gewissen Grad ausgleicht.

Beiderlei Thatsachen zusammen aber bestätigen den von mir früher aufgestellten ([1]) Satz, dass, bei jeder Art eine Periode der Variabilität mit einer solchen der (relativen) Constanz abwechselt, dass letztere die Höhe ihrer Entwicklung, erstere der Anfang oder das Ende derselben bezeichnet. Ich erinnre daran hier deshalb, weil die Thatsachen, auf welche ich mich damals hauptsächlich stützte, nämlich die von Hilgendorf combinirte phyletische Entwicklungsgeschichte der fossilen Schnecken von Steinheim, inzwischen bis zu einem gewissen Grade wankend geworden sind, und man in dem relativ völlig berechtigten

([1]) Siehe meine Schrift « Über den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung. Leipzig 1872.

Misstrauen gegen sie, leicht zu weit gehen und ihnen überhaupt jeden Werth abzusprechen geneigt sein könnte.

In derselben eben angezogenen Schrift leitete ich die Entstehung einer gewissen Klasse von Localformen von localer Isolirung her. Ich suchte zu zeigen, dass eine Art, wenn sie im Zustand (Periode) der Variabilität auf isolirtes Gebiet geräth, dort nothwendig allein durch die Verhinderung der Kreuzung mit den Artgenossen anderer Wohngebiete zu etwas abweichenden Charakteren gelangen, oder wass dasselbe ist eine Localform bilden muss. Dies muss deshalb geschehen, weil die verschiednen Variationen, durch welche eben die momentane Variabilität der Art gesetzt wird, stets in andern Zahlenverhältnissen auf dem isolirten sein werden, als auf den andern Wohngebieten, und weil die Constanz durch Kreuzung dieser Variationen hervorgebracht wird, also die Resultante ist, aus den verschiednen Componenten, den Variationen. Sobald aber die Componenten ungleich sind, muss auch die Resultante eine andere sein und so scheint mir von theoretischer Seite der Möglichkeit solcher durch den Process der Amixie gebildeter Localformen kein Hinderniss im Wege zu stehen. Ich glaube aber auch weiter gezeigt zu haben, dass zahlreiche Localformen sich ungezwungen als solche amictische Formen auffassen lassen, während sie durch klimatische Einflüsse nicht erklärt werden können.

Dass ich mit der Aufstellung der Amixie nicht die Existenz wirklicher klimatischer Formen in Abrede stellen wollte, wie von einigen Seiten gemeint wurde, geht aus vorliegender Abhandlung wohl zur Genüge hervor. Es fragt sich aber, ob nicht klimatische Einflüsse auch die Entstehung amictischer Formen dadurch veranlassen können, dass sie eine Art variabel machen?

Es wird schwer sein darüber jetzt schon endgültig abzusprechen; wenn indessen in allen Fällen durch klimatische Einflüsse nur in ganz bestimmter Richtung ein Variiren stattfindet, so kann aus einer solchen Variabilität eine ami-

ctische Form nicht hervorgehen, da dann die Componenten nur dem Grade, nicht der Art nach verschiedene Resultanten erzeugen könnten. Auf so feine Unterschiede aber können wir unsre Untersuchungen noch nicht ausdehnen.

Als letztes, aber nicht unbedeutendstes Resultat dieser Untersuchungen hebe ich nochmals hervor, dass umstimmende Einflüsse, wenn sie in regelmässigem Wechsel alternirend eine lange Reihe ursprünglich gleicher Generationen treffen, nur die betroffenen Generationen ummodeln, nicht aber die dazwischen gelegenen. Oder kürzer: Cyclisch einwirkende Abänderungs-Ursachen erzeugen cyclisch auftretende Abänderungen; unter ihrem Einfluss gestaltet sich die Reihe monomorpher Generationen zu einem Cyclus di- oder polymorpher Generationen.

Auf die nähere Ausführung und Begründung dieses Satzes brauche ich hier nicht zurück zu kommen, aber an ihn schliesst sich unmittelbar die Frage, ob nicht diese die Generationen zum Generations-Cyclus umwandelnde cyclische Vererbung in ihrem letzten Grund gleichbedeutend sei mit Darwin und Häckel's homochroner Vererbung, welche die Stadien der Ontogenese zu einem Cyclus gestaltet? Vielleicht gelingt es der Zukunft, von diesem Punkte aus in das Wesen der noch so dunkeln Vererbungsvorgänge einzudringen und beiderlei Erscheinungen auf ein und dieselbe Ursache zurückzuführen, die sich heute nur ahnen, nicht klar erkennen lässt.

Um schliesslich auch noch das allgemeinste und insofern auch Hauptresultat dieser Untersuchungen zu formuliren, so scheint es mir in dem Nachweis zu liegen, dass rein nur durch den Einfluss veränderter äusserer Lebensbedingungen eine Art zum Abändern veranlasst werden kann und zwar zum Abändern in bestimmter Richtung und dass diese letztere wieder lediglich von der physischen Natur der variirenden Organismen abhängig ist, verschie-

den bei verschiedenen Arten, ja selbst bei den beiden Geschlechtern ein und derselben Art.

So wenig ich geneigt bin, einer unbekannten Transmutationskraft das Wort zu reden, so sehr möchte ich auch hier wieder betonen, dass die Umwandelung einer Art nur zum Theil auf äusseren Einflüssen beruht, zum andern Theil aber auf der specifischen Constitution dieser einen Art. Specifisch nenne ich dieselbe, insofern sie auf denselben Reiz anders reagirt, als die Constitution einer andern Art. Im Allgemeinen lässt sich auch recht wohl einsehen, warum dies so sein muss. Nicht etwa weil eine neue Art von Lebenskraft in ihr verborgen läge, sondern deshalb, weil sie eine andere Entstehungsgeschichte hinter sich hat, als irgend eine andere Art. Wir müssen annehmen, dass von den ältesten Zeiten der Organismenbildung an durch alle Zwischenstufen hindurch sich bestimmte Eigenschaften, Wachstums —, Ernährungs —, oder Entwickelungstendenzen bis auf die heute lebenden Arten übertragen haben, dass jede von diesen eine gewisse Summe solcher Tendenzen in sich trägt, dass diese es sind, welche seine äussere und innere Erscheinung zu jeder Zeit seines Lebens bestimmen, welche in ihrer Reaction gegen die Aussenwelt das individuelle Leben, wie das der Art selbst darstellen. Da diese Summe ererbter Tendenzen bei jeder Art um mehr oder weniger verschieden sein muss, so erklärt sich daraus nicht nur die verschiedene äussere Erscheinung der Arten, die Verschiedenheit ihrer physiologischen und biologischen Lebensäusserungen, sondern es geht auch daraus mit Nothwendigkeit hervor, dass verschiedene Arten verschieden reagiren müssen auf solche äussere Reize, welche Abänderung ihrer Form hervorrufen.

Dies heisst nun nichts Anderes, als dass jeder Art durch ihre physische Constitution (in dem soeben definirten Sinne) bestimmte Variationsmöglichkeiten vorgezeichnet sind. Dieselben sind offenbar ausserordentlich zahlreich für

jede Art, aber nicht unendlich, sie gestatten der Naturzüchtung einen weiten Spielraum, aber sie beschränken dieselbe auch, indem sie sie zwingen, gewisse, wenn auch breite Entwickelungsbahnen einzuhalten. Ich habe schon früher einmal hervorgehoben ([1]), dass man die Rolle welche die physische Constitution der Arten bei der Umwandlungsgeschichte spielt zu gering taxirt, wenn man den Gang der Umwandlungen wesentlich nur äussern Bedingungen zuschreibt. Darwin gibt allerdings die Wichtigkeit dieses Factors zu, aber doch nur insoweit es die einzelne Variation betrifft, deren Qualität auch ihm wesentlich von der physischen Constitution der Art abzuhängen scheint. Ich glaube aber, dass grade in diesem Moment der Grund liegt, warum auch unter den günstigsten äussern Umständen niemals ein Vogel in ein Säugethier sich umwandeln könnte, oder, um mich allgemein auszudrücken, warum von einem bestimmten Puncte, einer bestimmten Art der jetzigen Schöpfung aus auch unter den günstigsten aüssern Umständen nicht jeder beliebige andere Punct erreicht werden kann, warum von diesem Puncte aus bestimmte Entwickelungsbahnen, wenn auch von bedeutender Breite, eingehalten werden müssen, etwa so, wie eine den Berg hinabrollende Kugel durch ein bestimmtes, gleichbleibendes Hinderniss anders abgelenkt werden wird, je nachdem dasselbe sich ihr höher oben, oder weiter unten entgegenstellt, je nachdem ihre Bewegungsrichtung und Geschwindigkeit im Augenblick der Ablenkung beschaffen ist.

In diesem Sinne bin ich mit der « bestimmt » gerichteten Variation Askenasy's einverstanden, keineswegs aber dann, wenn damit eine besondere, neue Naturkraft gemeint sein soll, welche aus sich selbst die Variationen dirigirt ([2]). Die Erklärung der Erscheinungen scheint mir eine solche Annahme

([1]) Siehe meine Schrift: « Über die Berechtigung der Darwin'schen Theorie » Leipzig 1868.

([2]) Anm. Ich betone dies hier ausdrücklich, weil der Bericht, welchen ich im Archiv für Anthropologie (Jahrgang 1873) über Askenasy's gedankenreiche Schrift gegeben habe mehrfach missverstanden worden ist.

nicht zu erheischen, und wenn sie nicht nothwendig ist, so ist sie überhaupt nicht statthaft.

Meiner Ansicht nach kann eine Transmutation rein nur aus innern Ursachen nicht gedacht werden. Könnten wir den Wechsel äusserer Lebensbedingungen absolut sistiren, so würden die vorhandenen Arten stationär bleiben, denn nur die Einwirkung äusserer Reize im weitesten Sinne des Wortes vermag Abänderungen zu erzeugen und selbst die nie fehlenden « individuellen Variationen » scheinen mir neben der ererbten Ungleichheit der Anlage wiederum auf ungleichen äusseren Einflüssen zu beruhen, und auch die ererbte Anlage selbst ist nur deshalb ungleich, weil von jeher die einzelnen Individuen etwas verschiedenen äussern Einflüssen unterworfen waren.

Ein Abändern aus rein innern Ursachen scheint mir vor Allem deshalb ganz undenkbar, weil ich mir nicht vorstellen kann, wie dasselbe materielle Substrat der physischen Constitution einer Art zwei entgegengesetzte Bewegungen auf die folgende Generation übertragen sollte. Und doch müsste dies der Fall sein, wenn die durch Vererbung übertragene Entwickelungsrichtung letzter Grund der Ähnlichkeit mit den Vorfahren und der Abänderung d. h. der Unähnlichkeit mit ihnen sein sollte.

Alle Abänderung vom geringsten bis zum grössten Betrag scheint mir in letzter Instanz nur auf äussern Einflüssen beruhen zu können, sie ist die Reaction des Organismus auf äussere Reize. Dass diese Reaction eine andere sein muss, wenn von gleichem Reize eine anders geartete physische Constitution getroffen wird, liegt auf der Hand, und darauf beruht nach meiner Ansicht eben die angedeutete grosse Bedeutung dieser constitutionellen Unterschiede.

Wenn man unter Vererbung auch die Vererbungssummen, das heisst die jeweilige physische Constitution einer Art begreift, also die beschränkte und in obigem Sinne bestimmt gerichtete Variationsfähigkeit, unter Anpassung aber die directe und indirecte Reaction

dieser physischen Constitution auf den Wechsel der Lebensbedingungen, so kann ich mich Häckel 's Ausdrucksweise anschliessen und mit ihm die Umwandlung der Arten auf die beiden Momente der Vererbung und Anpassung zurückführen.

VERSUCHE.

A. Versuche mit Vanessa Levana.

1). Zucht aus Eiern, welche am 12-13 Mai 1868 im Zwinger von einem Weibchen der Winterform gelegt waren. Ausschlüpfen der Raupen am 20-22 Mai, Verpuppung derselben am 7-9 Juni.

Die Puppen wurden bei gewöhnlicher Temperatur aufbewahrt und ergaben:

am	19	*Juni*	4	Schmetterlinge
»	20	»	5	»
»	21	»	10	»
»	22	»	9	»
»	23	»	7	»
»	25	»	13	»

zusammen-48 Schmetterlinge, welche alle die Prorsaform besassen, drei Weibchen mit ziemlich viel Gelb, Keines aber soviel, als die Figuren 3, 4, 7, 8 oder 9.

2ter Versuch. Am 12ten August 1868 gefundene Raupen (der dritten Generation) verpuppten sich Anfang September, wurden im ungeheizten Zimmer aufbewahrt. Im September schlüpften noch 3 Schmetterlinge aus und zwar in Prorsaform, die andern überwinterten und ergaben, als sie Ende Februar in das geheizte Zimmer versetzt wurden vom 1-17 März 1869 mehrere Schmetterlinge, alle von Levanaform.

Versuch 3. Am 17ten Juni 1869 gefundene Raupen wurden nach ihrer Farbe sortirt; die gelben mit hellbraunen Dornen

ergaben bei gewöhnlicher Temperatur am 8ten-12ten Juli 13 Schmetterlinge, von welchen 12 gewöhnliche Prorsaform zeigten, einer, ein Mann, aber noch mehr Gelb enthält als Figur 3, demnach als Porimaform bezeichnet werden muss.

Versuch 4. Von gleichzeitig wie in V. 3. gefundenen Raupen der Generation II wurden am 25 Juni 30 Puppen in den Eisschrank gesetzt (Temperatur 8-10° R). Als am 3 August die Schachtel geöffnet wurde, waren fast alle bereits ausgeschlüpft, viele schon todt, einige noch lebend, alle ohne Ausnahme Zwischenformen (*Porima*), doch alle der Prorsaform näher stehend, als der Levanaform.

Versuch 5. Eine grosse Anzahl gleichzeitig gefundener Raupen der Generation II verpuppte sich und wurde bei hoher Sommer-Temperatur aufbewahrt. Nach etwa 19 tägiger Puppenzeit schlüpften vom 28 Juni — 5 Juli etwa 70 Schmetterlinge aus, alle von Prorsaform, mit Ausnahme von 5, welche starke gelbe Zeichnung besassen (*Porima*).

Versuch 6. Die 70 Schmetterlinge des vorigen Versuches wurden in einen 6′ hohen und 8′ langen Zwinger gesetzt, in welchem sie bei warmem Wetter lebhaft an Blumen schwärmten. Einmal nur wurde Begattung beobachtet, und nur ein Weibchen legte am 4 Juli Eier an Brennnesseln. Bei der damals herrschenden, hohen Sommerwärme ergaben diese Eier schon nach 30-31 Tagen die Schmetterlinge (3te Generation). Alle Individuen waren Prorsa mit mehr oder weniger Gelb, keines unter 18 vollständige Porima.

Versuch 7. Am 8ten August gefundene junge Raupen der Generation IV wurden im Treibhaus bei 17-20° R erzogen. Verpuppung: 21-23 August. Davon wurden:

A. 56 Puppen fünf Wochen lang auf das Eis gesetzt (Temp. 0-1° R.), dann im ungeheizten Zimmer überwintert. Sie ergaben alle im April 1870 die Levanaform mit Ausnahme einer einzigen *Porima*.

B. Eine etwa gleiche Anzahl der Puppen wurde ins Treibhaus gesetzt, aber ohne Erfolg, da trotz einer Temperatur von 12-24° R. kein einziger Schmetterling im Laufe des

October und November mehr ausschlüpfte. Die Puppen wurden dann im ungeheizten Zimmer überwintert und ergaben im April und Mai lauter Levana.

Versuch 8. Anfang Juni 1870 gefundene Raupen der Generation II verpuppten sich vom 13-15 Juni, und lieferten bei gewöhnlicher Temperatur am 29ten und 30sten Juni 7 Schmetterlinge der Prorsa-form.

Versuch 9. Puppen derselben Generation II wurden unmittelbar nach der Verpuppung am 18ten Juni 1870 in den Eiskeller gesetzt (Temp. 0-1° R), blieben dort vier Wochen lang (bis zum 18ten Juli) und gaben dann bei gewöhnlicher Sommertemperatur am:

22 Juli 2 Prorsa.
23 » 3 »
24 » 6 Porima, von welchen 4 der Levana sehr ähnlich.
25 » 1 Levana, aber ohne blaue Saumlinie.
26 » 2 Levana » »
2 » 6 Porima.

Summa-20 Schmetterlinge, unter welchen nur 5 reine Prorsaform.

Versuch 10. Ausgewachsene Raupen der Generation IV am 20ten August 1870 gefunden verpuppten sich am 26sten August bis 5ten September. Die Puppen wurden in 3 Theile getheilt:

A. wurde unmittelbar nach der Verpuppung in das Treibhaus gebracht (Temp. 12-25° R) und blieb dort bis zum 20sten October. Von etwa 40 Puppen schlüpften nur 4 aus und zwar 3 als Prorsa und 1 als Porima.

Die übrigen Puppen überwinterten und lieferten alle im nächsten Früjahr Levana.

B. wurde im Zimmer aufbewahrt, vom November an im geheizten bei 6-15° R. Kein einziges Individuum schlüpfte noch in demselben Jahr aus. Vom November ab wurde diese Partie Puppen mit C vereinigt.

C. wurde unmittelbar nach der Verpuppung einen Monat

lang auf das Eis gesetzt, dann aber von 28sten September bis 19ten October in das Treibhaus. Auch hier schlüpfte kein Schmetterling mehr aus. Die Puppen überwinterten nun mit denen von Partie B im geheizten Zimmer (über Wasser) bei 6-15° R und lieferten:

am Febr.	6	1 ♀ Levana
»	22	1 ♂ Levana
»	23	1 ♂ Levana
»	24	1 ♀ Levana
»	25	1 ♂, 1 ♀ Levana
»	28	1 ♂, 1 ♀ Levana
am März	1	1 ♂ Levana
»	13	1 ♀ Levana
»	15	1 ♀ Levana
»	19	1 ♂ Levana
April	2	2 ♂, 1 ♀ Levana
»	7	1 ♀ Levana
»	21	1 ♀ Levana
Mai	2	1 ♀ Levana

Summa-18 Levana, darunter 10 Weibchen.

Die genaue Angabe der Zeit des Ausschlüpfens ist deshalb von Interesse, weil daraus ersichtlich wird, in wie verschiedenem Grade die verschiedenen Individuen auf den Einfluss höherer, als der gewohnten Temperatur reagiren. Während bei Vielen eine Beschleunigung der Entwicklung um 1-2 Monate eintrat, schlüpften Andere erst im April und Mai aus, d. h. zu der Zeit, in welcher sie auch im Freien erscheinen.

Versuch 11. Zucht der Generation II aus Eiern der Generation I. Ausschlüpfen aus dem Ei am 6ten Juni 1872, Verpuppung um den 9ten Juli. Vom 11ten Juli bis 11ten September wurden die Puppen auf Eis gestellt (Temp. 0-1° R), dann in das Treibhaus gebracht, woselbst alle ausschlüpften und zwar:

Sept.	19	3 ♂ Prorsa und 1 ♂ Porima
»	21	13 Porima (12 ♂ und 1 ♀) und

Sept.	—	2 Levana ♀
»	22	14 Porima (12 ♂ und 2 ♀)
»	—	1 Levana ♀
»	23	10 Levana ♀
»	—	3 Porima ♂
»	24	5 Levana ♀
»	25	1 Levana ♀
»	27	3 Levana ♀
Oct.	4	1 Porima ♂

Summa-57 Schmetterlinge, worunter 32 ♂ und 25 ♀, nur 3 *Prorsa*, 32 *Porima* und 22 *Levana.* Es muss jedoch bemerkt werden, dass unter den als « *Levana* » bezeichneten Stücken Keines sich befindet, welches der natürlichen *Levana* ganz entspricht, ja Keines, welches derselben so nahe kommt, wie einige Exemplare aus Versuch 9. Alle sind grösser, als die natürliche *Levana* und enthalten trotz des vielen Gelb doch mehr Schwarz, als irgend eine ächte *Levana.* Bei allen künstlich erzeugten *Levana* ist stets die schwarze Binde auf der Wurzelhälfte der Hinterflügel noch durch Gelb unterbrochen, was bei der ächten *Levana* sehr selten vorkommt. Auch ist der ganze Habitus bei der künstlichen *Levana* meist plumper, der Flügelschnitt etwas anders, die Vorderflügel nämlich breiter und weniger spitz (siehe die Abbildungen 7 bis 9).

Versuch 12. Am 22sten September 1872 gefundene Raupen der Generation IV wurden in zwei Hälften getheilt:

A. wurde im Orchideenhaus bei 12-25° R zur Verpuppung gebracht und blieb dann im Treibhaus bis in den December. Trotz der hohen Temperatur schlüpfte nicht ein einziger Schmetterling während dieser Zeit aus, während mehrere gleichzeitig gefundene und in denselben Schachteln gezogene Puppen von *Vanessa C. album* und *Atalanta* Mitte October ausschlüpften. Von Mitte December an wurden dann die Puppen im ungeheizten Zimmer aufbewahrt und schlüpften dann im Frühjahr 1873 sehr spät aus, alle als Levana:

6 Juni	7 Levana
8 »	2 »
11 »	2 »
12 »	1 »
15 »	6 »
16 »	1 »
19 »	2 »

Summa-21 Levana.

B. wurde im ungeheizten Zimmer erzogen und dort den Winter über gelassen. Vom 28sten Mai an schlüpften die Schmetterlinge aus, alle als *Levana.*

B. Versuche mit Pieriden.

Versuch 13. Im April eingefangene Weibchen von *Pieris Rapae* legten Eier an *Sisymbrium Alliaria.* Diese lieferten Raupen, welche sich vom 1-3ten Juni verpuppten. Die Puppen wurden vom 3ten Juni bis 11ten September auf Eis gestellt (Temp. 0-1° R.), vom 11ten September bis 3ten October in das Treibhaus (Temp. 12-24° R.). Dort schlüpften aus:

Oct. 23	—	1 ♀
» 24	—	1 ♀
» 25	2 ♂	1 ♀
» 26	—	1 ♀
» 28	1 ♂	1 ♀

Summe-3 ♂ und 5 ♀

Alle mit den scharf ausgeprägten Characteren der Winterform, die Weiber alle stark gelblich auf der Oberseite,. die Männer rein weiss; auf der Unterseite starke schwarze Bestäubung der Hinterflügel, besonders in der Mittelzelle. Eine Puppe schlüpfte nicht mehr im Treibhaus aus, sondern überwinterte und gab im geheizten Zimmer am 20ten Januar 1873 ein Weibchen, ebenfalls von der Winterform.

Versuch 14. Am 27 und 28ten April 1872 eingefangene

Weibchen von *Pieris Napi* legten Eier an *Sisymbrium Alliaria.* Die aus ihnen erzogenen Raupen verpuppten sich vom 28sten Mai bis 7ten Juni. Die Puppen wurden kurz nach der Verpuppung auf Eis gestellt, wo sie bis zum 11ten September (3 Monate) blieben. Am 3ten October ins Treibhaus versetzt lieferten sie dort bis zum 20sten October 60 Schmetterlinge, alle mit scharf ausgeprägten Characteren der Winterform. Die übrigen Puppen überwinterten im Zimmer und lieferten:

April	28	3 ♂	und	6 ♀
Mai	4	—	»	1 ♀
»	12	4 ♂	»	—
»	15	1 ♂	»	1 ♀
»	16	1 ♂	»	—
»	18	1 ♂	»	1 ♀
»	19	—	»	1 ♀
»	20	2 ♂	»	1 ♀
»	23	2 ♂	»	—
»	26	1 ♂	»	—
»	29	—	»	1 ♀
Juni	3	—	»	3 ♀
»	6	—	»	1 ♀
»	9	—	»	1 ♀
»	21	—	»	1 ♀
Juli	2	—	»	1 ♀
		15 ♂	und	19 ♀

Versuch 15. Mehrere der im Mai 1873 ausgeschlüpften Schmetterlinge des Versuchs 14 wurden in einen geräumigen Zwinger gebracht, begatteten sich dort und legten Eier an Reps. Die Raupen wuchsen an den lebenden Pflanzen im Zwinger heran, verpuppten sich dann in Schachteln und wurden in 2 Theile getheilt:

A. Mehrere Puppen bei gewöhnlicher Sommertemperatur aufbewahrt gaben am 2ten Juli Schmetterlinge mit den ausgeprägten Characteren der Sommerform.

B. Die andern Puppen wurden unmittelbar nach der Verpuppung auf Eis gestellt und blieben über 3 Monate im Eiskeller vom 1sten Juli bis 10ten October). Leider verdarben die meisten davon durch Eindringen von Nässe in die Schachtel. Nur 8 lebten noch und von diesen schlüpften 3 noch am 20sten October aus und zwar als Winterform, die andern überwinterten im ungeheizten Zimmer und schlüpften erst Anfang Juni 1874 aus. Alle 5 waren Weibchen und alle zeigten die Charactere der Winterform, aber trotz einer Puppendauer von 11 Monaten besassen sie dieselben doch nicht in höherem Grade, als gewöhnlich, näherten sich also der Stammform *Bryoniae* nicht.

Versuch 16. Auf einer Alpe in der Gegend von Oberstorf (Allgäuer Alpen) wurden am 12ten Juni 1871 Schmetterlinge von *Pieris Napi var. Bryoniae* eingefangen und in den Zwinger gebracht. Sie flogen dort munter an den Blumen umher, Begattung fand zwar nicht statt, aber mehrere der Weibchen legten Eier an gewöhnlichen Gartenkohl ab. Aus diesen kamen Raupen, welche in allen Altersstadien völlig denen der gewöhnlichen Form von *Napi* gleich waren. Sie gediehen vortrefflich bis kurz vor der Verpuppung eine Pilzepidemie sie decimirte, so dass von 300 Raupen nur etwa 40 lebende Puppen erhalten wurden. Auch diese glichen vollständig der gewöhnlichen Form von *Napi*, zeigten denselben Polymorphismus, indem sie theils schön grün, theils strohgelb (die meisten), theils auch gelbgrau waren. In demselben Sommer schlüpfte nur ein einziger Schmetterling aus, ein Männchen, welches sich durch die schwarze Bestäubung der Flügeladern an den Flügelrändern (Oberseite) mit Sicherheit als var. *Bryoniae* zu erkennen gab. Die übrigen Puppen überwinterten im geheizten Zimmer, und ergaben von Ende Januar bis Anfang Juni 11 Männer und 5 Weiber, alle mit ausgeprägtem Character der var. *Bryoniae* Es schlüpften aus:

22	Januar	1 ♂	
26	»	1 ♂	
3	Februar	1 ♂	
4	»	1 ♂	
5	»	1 ♂	
7	»	—	1 ♀
9	»	1 ♂	—
24	»	1 ♂	—
4	März	—	1 ♀
11	»	1 ♂	1 ♀
6	April	—	1 ♀
17	»	1 ♂	—
11	Mai	—	1 ♀
3	Juni	1 ♂	—
	Summe-	10 ♂	5 ♀

Wie man sieht, ist auch hier die Neigung durch Einwirkung von Wärme die Entwicklung zu beschleunigen bei den Individuen sehr verschieden. Von den 16 Schmetterlingen hat nur einer nahezu die normale Entwicklungszeit beibehalten, vom 27sten Juli bis 3 Juni, also volle 10 Monate; alle Andern kürzten sie ab; ein Mann auf 11 Tage (!), 8 Individuen auf 6 Monate, 4 auf 7 Monate, 2 auf 8 Monate, 1 auf 9 Monate.

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

Tafel I.

Fig. 1. Mann von Vanessa Levana, Winterform.

Fig. 2. Weib von V. Levana, Winterform.

Fig. 3. Mann von V. Levana, künstlich erzeugte Zwischenform (sog. Porima).

Fig. 4. Weib von V. Levana, aus der Sommergeneration künstlich erzeugte Zwischenform (Porima), von der Winter-

form nur durch die etwas dunklere Grundfarbe zu unterscheiden, in der Zeichnung aber vollständig mit ihr übereinstimmend.

Fig. 5. Mann von V. Levana, Sommerform (Prorsa).

Fig. 6. Weib von V. Levana, Sommerform (Prorsa).

Fig. 7-9, aus der ersten Sommer-Generation künstlich erzeugte Zwischenformen (Porima).

Fig. 10 u. 11. Mann und Weib von *Pieris Napi* Winterform, künstlich aus der Sommergeneration erzeugt; die gelbe Grundfarbe der Unterseite der Hinterflügel lebhafter, als bei der natürlichen Winterform.

Fig. 12 u. 13. Mann und Weib von *Pieris Napi*, Sommerform.

Fig. 14 u. 15. *Pieris Napi* var. *Bryoniae*, Mann und Weib, aus Eiern gezogen.

TAFEL II.

Fig. 16. *Papilio Ajax*, var. *Telamonides*, Winterform.

Fig. 17. *Pap. Ajax*, var. *Marcellus*, Sommerform.

Fig. 18. *Lycaena Agestis.* O. deutsche Winterform.

Fig. 19. *L. Agestis*, deutsche Sommerform.

Fig. 20. *L. Agestis*, italienische Sommerform. (Haupt- Unterschied zwischen Fig. 19 u. 20 liegt auf der Unterseite, welche nicht mit dargestellt werden konnte).

Fig. 21. *Polyommatus Phlaeas* Winterform aus Sardinien, der deutschen Winter- und Sommergeneration vollkommen gleich.

Fig. 22. *Polyommatus Phlaeas*, Sommerform aus Genua.

Fig. 23. *Pararga Egeria* L. aus Freiburg. i. Br.

Fig. 24. *Pararga Meione* südliche Klimaform von *Egeria*, aus Sardinien.

Separat-Abdruck aus den *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova*, Bd. VI. 1874.

Druck der *Tipografia dei Sordo-muti*. Genua.

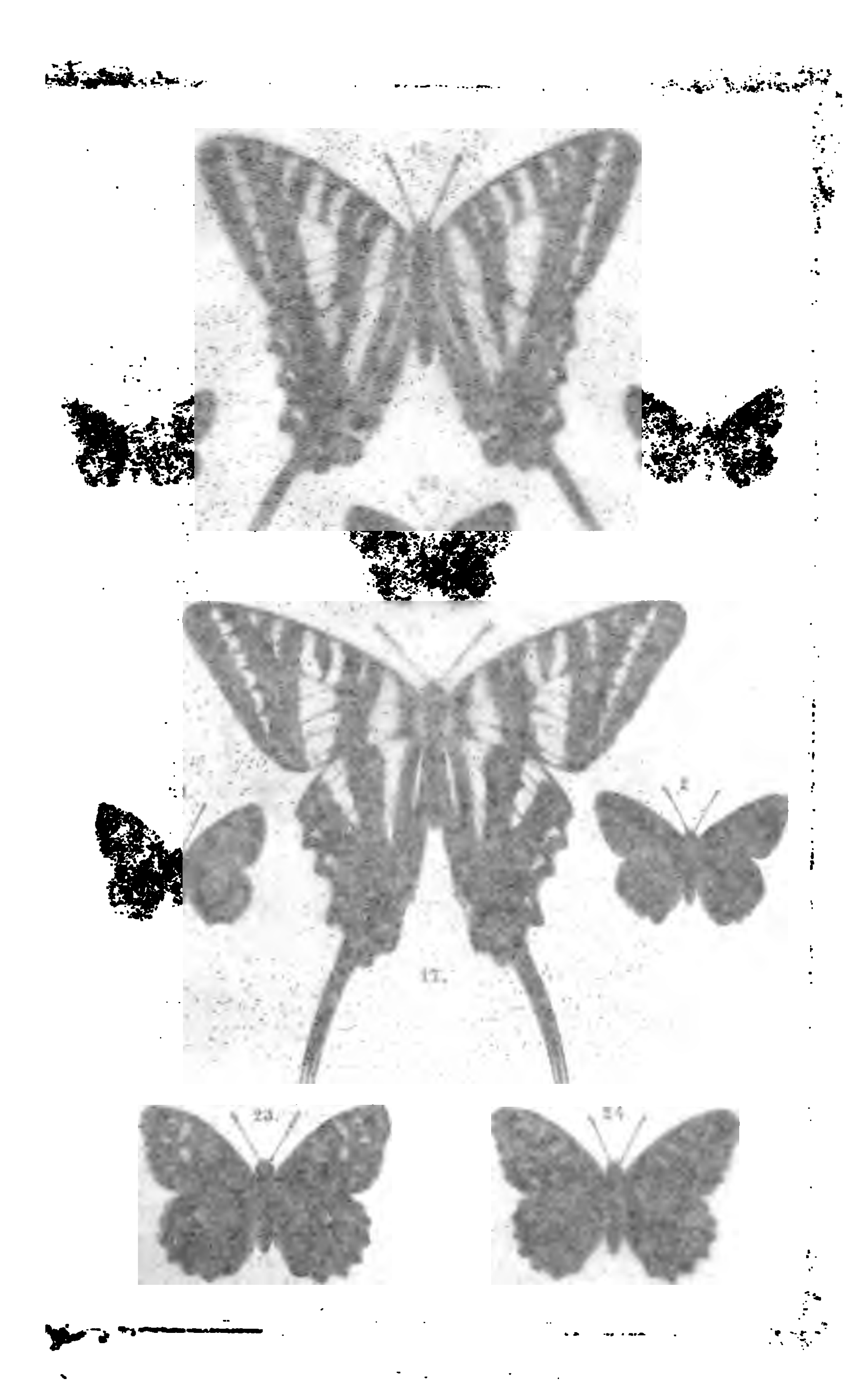
Nachträgliche Bemerkung.

Alle Abbildungen sind direct nach der Natur entworfen. Leider konnten sie nicht unter den Augen des Verfassers ausgeführt werden und so kam es, dass trotz der meisterhaften Wiedergabe von Farbe und Zeichnung im Ganzen, doch bei einigen Figuren gerade die feinen Unterschiede zwischen den beiderlei Generationen, auf die es hier besonders ankam, nicht so scharf ausgedrückt sind, als dies in der Natur der Fall ist. So namentlich bei Pieris Napi (Fig. 10, 13), dessen Sommerform (12 und 13) eine zu starke schwarzgrüne Bestäubung der Unterseite, sowie auch der Flügelwurzeln auf der Oberseite erhalten hat. Auch die Sommerform von Polyommatus Phlaeas (Fig. 22) ist meistens noch düsterer, als sie hier dargestellt wurde, wie ich denn im Allgemeinen sagen kann, dass alle Bilder der beiden Tafeln die betreffenden Unterschiede der Generationen eher zu schwach, als zu stark angeben. Es versteht sich, dass darin nicht der geringste Tadel für den darstellenden Künstler liegen kann. Im Gegentheil spreche ich Herrn Ramann hier ausdrücklich meinen Dank aus für die vortreffliche Ausführung dieser Bilder, welche als Leistung des Farbendruckes neben denen des Ramann'schen Werkes über die Schmetterlinge Europa's wohl unerreicht dastehen.



1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
Kunstanst. v. G. Ramann, Arnstadt.









23
24


16.
18.
19.
20.
21.
22.
17.
23.
24.
Kunstanst. v. G. Ramann, Arnstadt.

STUDIEN

ZUR

DESCENDENZ-THEORIE.

STUDIEN

ZUR

DESCENDENZ-THEORIE.

II.

UEBER DIE

LETZTEN URSACHEN

DER

TRANSMUTATIONEN

VON

DR. AUGUST WEISMANN,

PROFESSOR IN FREIBURG I. BR.

MIT FÜNF FARBENDRUCKTAFELN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1876.

UEBER DIE

LETZTEN URSACHEN

DER

TRANSMUTATIONEN.

I.

DIE ENTSTEHUNG DER ZEICHNUNG BEI DEN SCHMETTERLINGS-RAUPEN.

II.

UEBER DEN PHYLETISCHEN PARALLELISMUS BEI METAMORPHISCHEN ARTEN.

III.

UEBER DIE UMWANDLUNG DES MEXIKANISCHEN AXOLOTL IN EIN AMBLYSTOMA.

IV.

UEBER DIE MECHANISCHE AUFFASSUNG DER NATUR.

VORWORT.

In dem im vorigen Jahre erschienenen ersten Hefte der »Studien« hatte ich nachzuweisen versucht, dass allein schon durch äussere Einflüsse, wenn sie viele Generationen hindurch in gleicher Weise auf eine Art einwirken, mehr oder weniger bedeutende Umwandlungen der Form entstehen können. Die in vorliegendem Hefte mitgetheilten Arbeiten wurden unternommen, um Klarheit darüber zu erlangen, ob die von Darwin aufgestellten Principien der Umwandlung: Variabilität, Vererbung, Kampf um's Dasein und Correlation zum Verständniss der thatsächlich beobachteten Umwandlungserscheinungen ausreichen, ob wirklich die gesammte organische Welt nur als das Resultat des Aufeinanderwirkens von Organismus und Aussenwelt gelten darf, oder ob wir damit nicht ausreichen, vielmehr genöthigt sind, eine unbekannte, treibende Entwicklungskraft in den Organismen anzunehmen, wie eine solche von verschiednen Forschern unter verschiednem Namen in die Wissenschaft einzuführen versucht worden ist, so von Nägeli als »Vervollkommnungsprincip«, von Kölliker als »Schöpfungsgesetz«, von Askenasy als »bestimmt gerichtete Variation«, von den Philosophen von Hartmann, und Huber als »organisches Entwicklungsgesetz«

oder auch als »Universalprincip der organischen Natur«, ein metaphysisches Princip, welches man wohl nicht unpassend als »phyletische Lebenskraft« bezeichnen und so der nur für das Gebiet der individuellen Entwicklung eingeführten (ontogenetischen) Lebenskraft der alten »naturphilosophischen« Schule gegenüberstellen darf.

Von allen Fragen, die sich an die Descendenztheorie knüpfen, schien mir diese von jeher die wichtigste, weil sie am tiefsten in unsere allgemeinen Vorstellungen nicht nur von der organischen Welt, sondern von der Welt überhaupt eingreift. Sie fällt zusammen mit der Frage: sind die Natur-Vorgänge rein mechanische Wirkungen der Naturkräfte, ist die Erscheinungswelt ein reiner Mechanismus, oder greift in sie planmässig ordnend ein zweckthätiges Princip ein?

Ich darf wohl sagen, dass ich ohne vorgefasste Meinung an die Untersuchung ging, nicht mit der Absicht, eine bereits feststehende Ueberzeugung zu vertheidigen und mit allen Mitteln als richtig zu beweisen, sondern bereit das anzunehmen, was ich als Wahrheit finden würde.

Allerdings habe ich mich schon zu einer Zeit gegen eine solche unbekannte Entwicklungskraft ausgesprochen*), als diese Untersuchungen noch in ihrem Anfange standen, damals aber noch nicht auf Grund specieller, auf diesen Punkt gerichteter inductiver Untersuchungen, sondern gestützt auf allgemeine deductive Erwägungen, die mir die Existenz einer solchen Kraft unwahrscheinlich und ihre Annahme unberechtigt erscheinen liessen. Die volle Ueberzeugung von der Richtigkeit einer Ansicht kann aber auf dem Gebiete der Naturforschung niemals durch blosse Deduction gewonnen werden, vielmehr muss die Induction stets hinzukommen.

---

*) In der kleinen Gelegenheits-Schrift „Ueber die Berechtigung der Darwin'schen Theorie. Leipzig 1868."

Wenn ich daher heute an den früher geäusserten Ansichten festhalte, so geschieht es wahrlich nicht, um consequent zu bleiben, sondern lediglich, weil die Ueberzeugung von ihrer Richtigkeit sich mir um so fester gestaltete, je tiefer ich in der Untersuchung vordrang. Gar oft stellten sich Zweifel ein und das bereits Gewonnene erschien wieder schwankend und unsicher. Ganz besonders bei den Untersuchungen des ersten Abschnittes schien es mir eine Zeitlang, als ob man ohne Herbeiziehung einer zweckthätigen Kraft nicht auskommen könne; aber bei fortgesetzter Beobachtung zeigte sich dann doch immer eine einfache Lösung, und schliesslich wiesen alle Einzel-Untersuchungen unabhängig voneinander auf dieselbe Grundanschauung, zu welcher früher schon allgemeine Erwägungen geführt hatten: auf die rein mechanische Auffassung der Naturvorgänge.

Von den vier Abhandlungen, welche in diesem Hefte vorliegen, enthalten die drei ersten specielle naturwissenschaftliche Untersuchungen und streben von verschiedenen Seiten her, die angedeutete Frage auf inductivem Wege einer Lösung näher zu führen.

Die erste handelt »von der Entstehung der Raupenzeichnung.« Sie sollte gewissermassen eine Probe auf die Richtigkeit der durch Darwin eingeführten Vorstellungen über die Umwandlung der Organismen sein, indem in ihr der Versuch gemacht wurde, die der Beobachtung heute vorliegenden Formdifferenzen auf einem bestimmten, wenn auch kleinen Formengebiete lediglich aus den bekannten Umwandlungsfaktoren abzuleiten.

Dass hierfür grade die »Zeichnung« der Schmetterlings-Raupen gewählt wurde, hat einen doppelten Grund.

Die Thätigkeit der Naturzüchtung kann sich ihrem Wesen nach nur auf solche Charaktere beziehen, welche biologisch bedeutsam sind. Sollte nun geprüft werden, ob ausser Na-

turzüchtung und der direkten Einwirkung äusserer Einflüsse sowie der correlativen Folgen beider noch ein andres, unbekanntes Moment der Umwandlung in den Organismen verborgen liegt, so war es geboten, ein Formengebiet für die Untersuchung zu wählen, welches wenigstens den einen dieser beiden bekannten Umwandlungsfaktoren, die Naturzüchtung, wenn nicht grade auszuschliessen, so doch möglichst einzuengen schien, ein Formengebiet, welches wesentlich aus sogenannten »rein morphologischen« Charakteren besteht, nicht aus solchen, deren Nützlichkeit auf der Hand liegt, deren Entstehung durch Naturzüchtung damit von vornherein möglich und wahrscheinlich ist. Nun ist zwar wohl die Färbung, nicht aber die davon ganz unabhängige »Zeichnung« der Raupen als werthvoll für das Leben ihres Trägers angesehen worden, ausgenommen etwa diese oder jene ganz vereinzelte Zeichnungsform, die im Sinne von »Nachäffung« gedeutet wurde. Im Allgemeinen mussten die Zeichnungscharaktere der Raupen als »rein morphologische« angesehen werden, d. h. als solche, denen wir keine Bedeutung für das Leben des Thiers zuzuschreiben wussten, die somit auch nicht auf Naturzüchtung bezogen werden konnten. Sie waren wohl am ersten als Zierde oder Schmuck zu deuten, spotteten aber damit zugleich einer jeden Herleitung nicht nur aus Naturzüchtung, sondern ebenso sehr auch aus direkt abändernden Einflüssen der Aussenwelt.

Sie boten aber noch einen Vortheil, den man nicht gering anschlagen darf: sie schlossen von vornherein jeden Versuch einer Erklärung durch geschlechtliche Zuchtwahl aus. So sehr ich überzeugt bin, dass auch dieser Auswahlprocess thatsächlich wirkt und von grosser Bedeutung ist, so unfassbar und unberechenbar ist er in seinen Wirkungen, wenn es sich um einen bestimmten Fall handelt, und die Entstehung eines Formenkreises würde sich

niemals klar auf ihre einzelnen Faktoren zurückführen lassen, wenn dieser Faktor mit in Betracht käme. So können wir wohl im Allgemeinen vermuthen, dass viele Züge der Schmetterlingszeichnung der sexuellen Zuchtwahl ihren Ursprung verdanken, wie viele aber und welche, darüber sind wir für jetzt wenigstens noch ganz im Unklaren.

Auf diesem Gebiet, wie auf dem sehr analogen der Vögelzeichnung und Färbung würde eine derartige Untersuchung wie sie hier beabsichtigt war, schon deshalb unausführbar gewesen sein, weil man stets im Zweifel geblieben wäre, ob nicht ein Charakter, der aus keinem der übrigen Abänderungs-Faktoren ableitbar schien, auf geschlechtliche Zuchtwahl bezogen werden müsse. Man hätte eine unbekannte Entwicklungskraft weder ausschliessen, noch erschliessen können, weil man es im Grunde mit zwei Unbekannten zu thun gehabt hätte, die man auf keine Weise hätte auseinander halten können.

Diesem Dilemma entgeht man bei der Zeichnung der Raupen, da diese als solche sich nicht fortpflanzen können. Wenn hier die Erscheinungen nicht vollständig aus Naturzüchtung und direkter Abänderung durch die Aussenwelt abzuleiten sind, wenn ein unerklärter Rest bleibt, so kann er nicht auf sexuelle Zuchtwahl, sondern muss auf eine noch unbekannte Kraft bezogen werden.

Aber nicht nur in dieser Hinsicht bieten die Raupen erhebliche Vortheile.

Wenn versucht werden soll, aus den Einwirkungen der Aussenwelt die Umwandlungen der Form abzuleiten, so ist vor Allem eine genaue Kenntniss dieser Aussenwelt nöthig, d. h. der Lebensverhältnisse, unter deren Einfluss die betreffenden Arten stehen. Nun ist allerdings auf dem Gebiete der Raupen unsere Kenntniss der Lebensverhältnisse keineswegs so vollständig, als man denken sollte, wenn man weiss,

dass Hunderte von Lepidopterologen sich seit geraumer Zeit fortwährend mit ihrer Züchtung und Beobachtung befassen. Vieles mag beobachtet sein, aber man hielt es nicht der Veröffentlichung werth, vieles ist auch veröffentlicht, aber so vereinzelt und zerstreut, und zugleich von so ungleicher Zuverlässigkeit, dass ein Leben dazu gehörte, es zu sichten und zu sammeln. Eine zusammenfassende, auf allgemeine Gesichtspunkte gegründete Biologie der Raupen fehlt noch vollständig, so sehr interessant und werthvoll eine solche Arbeit auch sein müsste. Nichtsdestoweniger wissen wir immerhin über das Leben der Raupen bedeutend mehr, als über dasjenige irgend welcher anderer Larven, und da wir zugleich eine sehr grosse Anzahl von Arten kennen und deren Leben und Entwicklungserscheinungen miteinander vergleichen können, so musste das Gebiet der Raupenzeichnung auch von dieser Seite her für die gestellte Aufgabe als das relativ günstigste erscheinen.

Dazu kommt dann noch als letzter, aber nicht geringster Vorzug der Umstand, dass uns hier in der Entwicklung des Individuums ein Stück der Artgeschichte erhalten ist, dass wir somit ein Mittel in der Hand haben, den Gang zu verfolgen, den die auf ihre Ursachen zurückzuführenden Charaktere — die Zeichnungsformen — im Laufe der Jahrtausende durchgemacht haben.

War ich schon bei der Frage nach den genaueren Lebensbedingungen der Raupen häufig auf eigne Beobachtung angewiesen, so fand ich in Hinsicht dieses letzten Punktes so gut wie gar keine Vorarbeiten vor. Es war wohl im Allgemeinen bekannt, dass viele Raupen in der Jugend anders gefärbt und gezeichnet sind, als im Alter, bei einigen sehr auffallenden Fällen sind auch kurze Notizen darüber in den Werken*)

*) Eine sehr eingehende und genaue Beschreibung der ganz jungen Raupe von Chionobas Aëllo hat der amerikanische Ento-

besonders der älteren Schriftsteller zu finden, vor Allem bei dem vortrefflichen Naturbeobachter Rösel von Rosenhof, dem Nürnberger Forscher und Miniaturmaler; allein in keinem einzigen Falle reichten die vorhandnen Angaben aus, wenn es sich um Schlüsse auf die phyletische Entwicklung handelte. Man sieht hier wieder recht deutlich, wie zweifelhaft der Werth solcher Beobachtungen ist, welche so zu sagen aufs Gradewohl, d. h. ohne leitende Gesichtspunkte angestellt wurden. Vieles daran kann gut und richtig sein, aber es fehlt oft grade das, worauf es bei der wissenschaftlichen Verwerthung vor Allem ankam. So musste Alles neu festgestellt werden, und aus diesem Grunde hat sich denn auch die Untersuchung über eine ziemliche Reihe von Jahren fortgesponnen, aus diesem Grunde auch musste grade dieser Theil der Untersuchung auf eine möglichst kleine, leicht zu überblickende und formal scharf begrenzte Gruppe beschränkt werden, die Familie der Schwärmer oder Sphingiden.

Auch die zweite Abhandlung hält sich aus ähnlichen Gründen, welche später im Näheren dargelegt werden sollen, im Wesentlichen an denselben Stoff, die Schmetterlinge. Sie versucht, dem allgemeinen Problem — existirt eine innere Umwandlungskraft oder nicht — von einer ganz andern, man kann sagen der entgegengesetzten Seite beizukommen. Sie analysirt die Formverwandtschaften der Schmetterlinge in ihren beiden Hauptentwicklungsstadien, dem Falter und der Raupe, und sucht durch Prüfung der gegenseitigen Formbeziehungen auf die Natur der Ursachen derselben zurückzuschliessen.

Ich muss sagen, dass mir die hier aufgefundenen Thatsachen verschiedener morphologischer bei gleicher genealogischer Verwandtschaft von entscheidender Be-

---

mologe Samuel H. Scudder gegeben. Extrait des Annales de la Soc. ent. Belgique. Tome XVI. 1873.

deutung zu sein scheinen. Das Zusammenstimmen der daraus sich ergebenden Folgerungen mit den Resultaten der ersten Untersuchung hat wenigstens in mir selbst auch den letzten Zweifel an der Richtigkeit dieser Letzteren beseitigt.

Die dritte und kleinste Abhandlung über die Umwandlung des Axolotl in ein Amblystoma, erscheint hier nicht zum ersten Male. Sie wurde bereits vorigen Herbst in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*) abgedruckt. Wenn ich sie jetzt diesen »Studien« einverleibe, so hat dies seinen vornehmlichsten Grund in dem innern Zusammenhang, der zwischen dieser und den beiden ersten Untersuchungen besteht. Alle drei gehen darauf aus, Klarheit über die Frage zu gewinnen, ob die Entwicklung der organischen Welt auf rein mechanischen Principien beruht, oder ob neben ihnen noch eine innere, zweckthätige Kraft angenommen werden muss. Die beiden ersten suchten diese Frage auf einem an und für sich gleichgültigem, frei gewählten Gebiete zu lösen, diese dritte dagegen stellte sich die Aufgabe, den einzigen Fall einer thatsächlich beobachteten plötzlichen Artumwandlung in Bezug auf die theoretische Auslegung kritisch zu prüfen, die ihm bisher allein zu Theil geworden war. Der Aufsatz ist im Wesentlichen unverändert geblieben, einige Zusätze sachlichen Inhalts abgerechnet, von denen ich besonders die am Ende des ganzen Aufsatzes mitgetheilten anatomischen Daten hervorhebe, welche, wenn ich nicht irre, eine wesentliche neue Stütze meiner Ansicht bilden. Auch die »Nachschrift« am Schlusse wurde beibehalten, weil die Art, wie ich zu den in ihr niedergelegten Anschauungen gelangte, durch ein Verarbeiten mit dem übrigen Text weniger klar hervorgetreten wäre, und weil mir grade der Weg zu diesen Ansichten nicht ohne allen Einfluss auf das Gewicht

*) Band XXV. Suppl. S. 299.

zu sein schien, welches man geneigt sein möchte, denselben beizulegen.

Den besprochenen drei Abhandlungen reiht sich als Abschluss des Ganzen eine vierte an »Ueber die mechanische Auffassung der Natur.« Indem sie die Endresultate der vorhergeschickten Einzelforschungen zusammenfasst, sucht sie zugleich, dieselben durch allgemeine Erwägungen noch weiter zu stützen und sie schliesslich zu einer philosophischen Natur- und Weltauffassung zu gestalten. Manche möchten wohl der Ansicht sein, ich hätte das Letztere Denjenigen überlassen können, deren Aufgabe es ist, den jedesmaligen Stand unserer Erkenntniss von den Naturvorgängen zu allgemeinen Vorstellungen zu gestalten: den Philosophen. Zwei Wahrnehmungen aber bestimmen mich, meine eigne Ansicht in dieser Hinsicht auszusprechen. Die eine besteht darin, dass auch unter denjenigen Philosophen, welche wie Eduard von Hartmann, den Willen haben, sich auf den neugewonnenen Boden naturwissenschaftlicher Erkenntniss zu stellen, die Thatsachen häufig missverstanden oder wenigstens nicht in ihrem wahren Werthe taxirt werden; die zweite darin, dass selbst einzelne Naturforscher, wie Carl Ernst von Baer, jedenfalls aber sehr viele Nicht-Naturforscher sich misstrauisch von der vorwärtsstrebenden Forschung abwenden, weil sie fürchten, dieselbe müsse unausbleiblich einer Weltanschauung zutreiben, welche ihnen a priori für unannehmbar gilt. Den Ersteren gegenüber wollte ich zeigen, dass die von Darwin inaugurirten, auch hier vertretenen Anschauungen von der Entwicklung der organischen Natur allerdings mit Recht mechanische genannt werden müssen; gegenüber den Zweiten, dass eine solche mechanische Auffassung der organischen Welt und damit der Natur überhaupt keineswegs blos zu einer einzigen philosophischen Naturauffassung hinzuführen braucht, dem Materialismus, dass

sie sich vielmehr weit folgerichtiger in ganz andrer Weise weiter entwickeln lässt.

So findet sich in diesem zweiten Hefte scheinbar sehr Heterogenes dicht nebeneinander: naturwissenschaftliches Detail und allgemeine, philosophische Gedanken. In Wahrheit hängen aber beide sehr genau zusammen und das Eine kann des Anderen nicht entbehren. Wie die Einzeluntersuchungen der drei Abhandlungen ihre höchste Verwerthung erst in den allgemeinen Erwägungen der letzten finden und gleichsam nur in dem steten Hinblick auf dieses Ziel überhaupt möglich waren, so konnten die allgemeinen Schlüsse erst aus vorausgeschickten Resultaten specieller Forschung als aus einem sichern Boden hervorwachsen. Wäre das hier neubeigebrachte Material an Thatsachen schon bekannt gewesen, so hätte allerdings dem Leser der beschwerliche Weg durch das Dickicht naturwissenschaftlicher Specialforschung erspart werden können. So wie die Dinge aber einmal lagen, war es unumgänglich nothwendig, das Thatsächliche bis in die unscheinbarsten Einzelheiten hinab festzustellen und darzulegen, und besonders die erste Abhandlung musste naturgemäss mit dem Zusammentragen und Sichten eines ausgedehnten morphologischen Materials beginnen.

Grade bei dieser und auch der zweiten Abhandlung hatte ich mich vielfach der Unterstützung ausgezeichneter Fachgenossen zu erfreuen, so vor Allem des Herrn Dr. Otto Staudinger in Dresden, auf dessen ungemein reiche Schmetterlingsammlung ich mich mehrfach beziehen werde, dann der Herren: Professor Gerstäcker in Berlin, Wolfensberger in Zürich, Riggenbach-Stähelin in Basel und William Edwards in Coalburgh, West-Virginia; ich statte ihnen hiermit herzlichen Dank ab.

Freiburg i. Br., Juli 1876.

Der Verfasser.

Inhalts-Verzeichniss.

I.
Die Entstehung der Zeichnung bei den Schmetterlings-Raupen.

II.
Ueber den phyletischen Parallelismus bei metamorphischen Arten.

III.
Ueber die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein Amblystoma.

Seite

IV.
Ueber die mechanische Auffassung der Natur.

I.

DIE ENTSTEHUNG DER ZEICHNUNG

BEI DEN

SCHMETTERLINGS-RAUPEN.

Einleitung.

Die allgemeine Idee, um derentwillen die in dieser Abhandlung niedergelegten Untersuchungen angestellt wurden, fand schon im Vorwort ihre Besprechung, auch wurde dargelegt, warum grade die Zeichnung der Raupen und speciell der Sphingiden-Raupen zur Prüfung dieser Idee ausgewählt wurde.

Die Aufgabe, die sich hier stellte, war diese: es sollte der Versuch gemacht werden, alle Zeichnungsformen, welche bei den Sphingiden-Raupen vorkommen, darauf hin zu prüfen, ob sie sich aus den bekannten Umwandlungsfaktoren ableiten lassen oder nicht.

Dass Naturzüchtung eine grosse Anzahl von Charakteren ins Leben ruft, kann nicht bezweifelt werden, ebensowenig, dass eine grosse Menge der verschiedensten äussern Einflüsse auf direktem Wege den Organismus zu Abänderungen zwingen können, dass aber diese beiden Umwandlungsfaktoren zusammen mit den ihnen nachfolgenden correlativen Abänderungen im Stande sind alle Charaktere irgend eines, wenn auch noch so kleinen Formengebietes hervorzurufen, dies war zwar wohl behauptet, niemals aber noch nachgewiesen worden. Darauf aber schien es mir ganz besonders jetzt anzukommen. Nicht um den Nachweis handelt es sich jetzt mehr, dass die Aussenwelt verändernd auf die Organismen einwirkt — dieser ist bereits geführt worden — wohl aber um die Frage, ob alle Abänderung Folge der Einwirkungen der Aussenwelt auf den Organismus ist. Gelang es, alle vorkommenden Zeichnungs-Elemente auf einen der bekannten Faktoren der Art-Umwandlung zurückzuführen, so war damit eine „innere Entwicklungskraft“, auf diesem Gebiete wenigstens, als nicht wirksam nachgewiesen, gelang es nicht,

d. h. blieb ein unauflösbarer Rest von Zeichnungs-Elementen übrig, so war der Gedanke an ein »inneres Entwicklungsprincip« vorerst nicht ganz abzuweisen.

Der Versuch einer Lösung dieser Aufgabe musste damit beginnen, eine morphologische Grundlage zu gewinnen und zwar dadurch, dass man, soweit möglich, die phyletische Entwicklung der Zeichnung feststellte. Im Voraus liess sich freilich nicht einmal sagen, ob überhaupt irgend welche Art von gesetzmässiger Entwicklung hier zu finden sei, sehr bald aber zeigte sich, dass dies allerdings und in hohem Masse der Fall ist. Bei allen Arten sind die jungen Raupen anders gezeichnet als die erwachsenen, bei vielen ändert sich die Zeichnung mit jedem der fünf Lebensstadien, wie sie durch die vier Häutungen bezeichnet werden, und stets ist diese schrittweise Umwandlung der Zeichnung eine Entwicklung im wahren Sinne des Wortes, ein Hervorgehen des Zusammengesetzteren aus dem Einfachen, des Nachfolgenden aus dem was vorher bereits gegeben war, niemals ein unstetes unzusammenhängendes Ueberspringen.

Aus dieser Entwicklung der Zeichnung beim einzelnen Individuum lässt sich nun die phyletische Entwicklung derselben sehr wohl erschliessen, denn es kann kein Zweifel sein, dass uns hier in der Ontogenese ein sehr wenig verändertes Bild der phyletischen Entwicklung erhalten ist, wie ich später noch näher begründen werde. Die phyletische Entwicklung kann hier nur wenig »gefälscht« sein.

Wohl aber ist sie bedeutend abgekürzt und zwar in sehr verschiedenem Grade, am stärksten bei den Arten, welche in ihrer phyletischen Entwicklung am meisten vorgeschritten, am wenigsten bei denen, welche noch mehr zurückgeblieben sind. Es geht daraus schon hervor, von welchem Werthe es gewesen wäre, eine recht grosse Anzahl von Arten in ihrer Ontogenese mit einander vergleichen zu können.

Leider ist dies nur in sehr beschränktem Masse möglich gewesen. Grade die jüngsten Stadien der Raupen-Entwicklung sind die wichtigsten für die Erschliessung der phyletischen Entwicklung, weil sie die Zeichnung der ältesten Vorfahren der heutigen Art uns erkennen lassen, und die Erlangung befruchteter Eier ist deshalb für diese Untersuchungen vor Allem zu erstreben. Die meisten Sphingiden-

Weibchen legen indessen in der Gefangenschaft keine*) oder höchnur ganz wenige Eier. So ist es mir leider grade bei mehreren Arten nicht gelungen, ihre ganze Entwicklung zu beobachten, welche aller Wahrscheinlichkeit nach besonders werthvolle Aufschlüsse geliefert haben würden, so bei Deilephila Galii und Lineata, D. Vespertilio und Hippophaes.

Allerdings glückte es bei vielen andern und auch bei einigen von diesen Arten junge Raupen an ihrer Nährpflanze aufzufinden, im allergünstigsten Falle aber doch nur Individuen des zweiten Stadiums, meistens nur ältere. Wenn es nun trotz dieser Unvollkommenheit des Materials, trotz der dadurch unvermeidlichen bedeutenden Lücken in den Beobachtungsreihen dennoch gelang, ein im Ganzen ziemlich geschlossenes Bild der phyletischen Entwicklung der Sphingiden-Zeichnung zu entwerfen, so beweist dies wohl, ein wie fruchtbares Feld die Untersuchung dieser Verhältnisse ist und gibt — wie ich hoffe — Andern den Anlass, nicht nur die auf dem kleinen Gebiete der Schwärmer-Familie gelassenen zahlreichen Lücken auszufüllen, sondern auch andere Familien der Schmetterlinge in ähnlicher Weise zu behandeln. Besonders dankbar erschiene mir eine Bearbeitung der Papilioniden, natürlich nicht etwa blos der wenigen europäischen, sondern vor Allem der amerikanischen und indischen. In diesem Augenblick wissen wir von den Jugendstadien der Papilioniden-Raupen so gut wie gar Nichts. Kein einziges entomologisches Werk enthält eine Notiz über Gestalt und Zeichnung der jungen, eben aus dem Ei geschlüpften Räupchen auch nur unserer gemeinsten Papilioniden, des Schwalbenschwanzes oder Seglers, ja ich glaube nicht zu viel zu sagen, wenn ich annehme, dass noch niemals Jemand dieselben beobachtet hat. Sobald man aber bedenkt, dass uns in ihnen eine seit Jahrtausenden ausgestorbene Stammform unserer heutigen Papilio-Arten erhalten ist, muss es doch sicherlich vom grössten Interesse sein, dieselben genau kennen zu lernen, sie zu vergleichen mit den frühesten Jugendformen ver-

*) Nur die Smerinthus-Arten thun dies regelmässig; Macroglossa Stellatarum legte zahlreiche Eier in einem grossen Gaze-Zwinger; Deilephila-Arten dagegen sind auch in einem solchen höchstens zum Ablegen einzelner Eier zu bewegen. Auch bei Chaerocampa-Arten erhielt ich stets nur wenige Eier, von Sphinx und Acherontia niemals auch nur ein einziges.

wandter Arten, in den folgenden Stadien das allmälige Divergiren nach verschiedenen Richtungen zu verfolgen und so ein Bild der phyletischen Entwicklung einer formenreichen Gruppe zu entwerfen. Ohne Zweifel würden sich dabei noch zahlreiche andere wissenschaftliche Nebenergebnisse einstellen. Vor allem müssten uns solche Untersuchungen, mögen sie nun an dieser oder an einer andern Gruppe angestellt werden, über die wahre systematische Verwandtschaft der Formen Aufklärung geben, d. h. über die genealogische Verwandtschaft, und zwar bessere, als uns die Morphologie der Falter oder der ausgewachsenen Raupen allein gewähren kann. Wenn ich bei der hier vorliegenden Entwicklung der Sphingiden-Zeichnung mit derartigen Schlüssen sehr zurückhaltend war, so geschah dies nur im Bewusstsein, über eine noch allzu lückenhafte Basis von Thatsachen zu gebieten. Wenn aber dereinst durch vereinte Forschung Vieler die individuelle Entwicklung aller heute auf der Erde lebenden Sphingiden-Arten klar vor unsern Augen liegen wird, dann werden wir nicht nur über das relative Alter der verschiedenen Arten, Gattungen und Familien, sondern auch über die Art ihres Zusammenhangs reichen Aufschluss erhalten.

Es ist ein Irrthum, wenn behauptet wird, das System habe nur die Form-Verwandtschaft zu berücksichtigen, es solle und könne nichts Anderes sein, als der Ausdruck der Form-Verwandtschaft. Allerdings ist die Form-Verwandtschaft für uns der einzige Massstab der Bluts-Verwandtschaft, auch ist es unbezweifelbar richtig, wenn die Vertheidiger jener Behauptung annehmen, dass Form- und Bluts-Verwandtschaft durchaus nicht immer zusammenfallen. Ich werde in der zweiten Abhandlung Thatsachen beibringen, welche darüber keinen Zweifel lassen, welche aber zugleich beweisen, dass die neuere Systematik grade auf dem Gebiete der Schmetterlinge stets bestrebt gewesen ist, wenn auch wohl mehr unbewusst, die Bluts-Verwandtschaft zur Grundlage des Systems zu machen. Nur aus diesem Grunde wurden die Raupen und Puppen mit zur Feststellung systematischer Gruppen verwandt, nicht selten allerdings in unrichtiger Weise.

Wohl muss zugegeben werden, dass wir häufig nicht im Stande sind, die Bluts-Verwandtschaft zu errathen, sobald wir nämlich die Arten einer Gruppe nur in einer Form mit einander vergleichen

können. Denn da wir nur aus der Form-Verwandtschaft auf den Grad der Bluts-Verwandtschaft schliessen können, diese beiden aber nicht immer parallel laufen, so ist ein solcher Schluss, wenn er sich nur auf eine einzige Form stützt, sehr trügerisch.

Wenn z. B. die Schmetterlinge direkt aus dem Ei kämen, also keinen Raupenzustand durchmachten, so wären wir bei Aufstellung des Systems rein nur auf die Vergleichung ihrer Formähnlichkeiten angewiesen, wir würden allein auf Grund dieser Aehnlichkeiten sie zu Gruppen vereinigen und es hinge dann sehr von dem Gewichte, welches man diesem oder jenem Merkmal beilegt ab, wie man diese Gruppen bildete. Und nicht nur durch verschiedene Taxirung der Merkmale könnten wir irre gehen, sondern noch mehr dadurch, dass nicht selten zwei Arten von naher Bluts-Verwandtschaft in der Form weiter von einander, als von andern Arten abstehen. Wir hätten keine Sicherheit, dass unsere Auffassung der Form-Verwandtschaft dem genealogischen Zusammenhange der Arten entspräche.

Ganz anders, sobald eine jede Art in zwei oder drei verschiedenen Formen uns entgegentritt. Wenn von zwei Arten, oder Gattungen die Schmetterlinge sowohl, als die Raupen und Puppen den gleichen Grad von Form-Verwandtschaft aufweisen, dann ist die Wahrscheinlichkeit, dass diese Form-Verwandtschaft auch die Bluts-Verwandtschaft ausdrücke, sehr gross. Dies ist nun allerdings nicht immer der Fall und sobald diese verschiedenen Stadien in ungleichem Grade formverwandt sind, wird es sich darum handeln, zu entscheiden, welches derselben zugleich den Ausdruck der genealogischen Verwandtschaft enthält. Die Entscheidung kann im einzelnen Falle schwierig sein, indem die Raupen stärker von den nächst-blutverwandten Arten in der Form abweichen können, als die Falter und auch umgekehrt die Falter stärker, als die Raupen.

Für diesen Fall bleibt uns noch die Entwicklungsgeschichte der Raupen, welche beinahe immer bis zu einem gewissen Grad Auskunft geben wird, über den wahren genealogischen Zusammenhang der Formen, weil sie stets einen Theil der phyletischen (Stammes-) Entwicklung der Art uns enthüllt. Wenn wir zwei Schmetterlings-Arten im Flügelschnitt und andern Charakteren so verschieden sehen, dass wir trotz mancher Uebereinstimmungen

doch geneigt sein würden, sie in ganz verschiedne Gattungen zu stellen, und wenn wir dann finden, dass nicht nur ihre Raupen im ausgewachsenen Zustande in allen Einzelheiten der Zeichnung sehr genau mit einander stimmen, sondern, dass auch die ganze phyletische Entwicklung dieser Zeichnung, wie sie uns in der Ontogenese der Raupen vorliegt, bei beiden genau in derselben Weise ihren Ablauf genommen hat, so werden wir mit voller Sicherheit auf eine sehr nahe Bluts-Verwandtschaft beider Arten schliessen und sie beide dicht nebeneinander in dieselbe Gattung stellen. Einen solchen Fall haben wir z. B. in den beiden Sphingiden Chaerocampa Elpenor und Porcellus, wie aus dem Verlaufe der Untersuchung hervorgehen wird. Walker stellte die beiden Arten in zwei verschiedene Gattungen und taxirte damit die Form-Verwandtschaft der Imagines ganz richtig, da der Schmetterling von Porcellus in der That den Arten der Gattung Pergesa Walk. näher formverwandt ist, als denen der Gattung Chaerocampa. Nichtsdestoweniger müssen dieselben in einer Gattung beisammen bleiben, soll anders der Grad ihrer Bluts-Verwandtschaft zum Ausdruck gebracht werden.

So bietet uns die genaue Kenntniss der Entwicklungsstufen der Raupen auch in systematischer Hinsicht einen unschätzbaren Anhalt zur Beurtheilung des Grades der Bluts-Verwandtschaft und wir müssen in dieser Hinsicht das Studium der Raupen für wichtiger halten, als das der Schmetterlinge.

Allerdings werden nicht alle Gruppen in gleicher Weise ergiebig sein, wie die Sphingiden oder wie nach meiner Vermuthung die Papilioniden, da nicht alle Familien Raupen von so prägnanter und mannichfaltiger Zeichnung oder mit so verschiedenartiger und charakteristischer Körperform besitzen, sicherlich aber wird im Grossen und Ganzen unsere Vorstellung über die wahre d. h. die Blutsverwandtschaft und damit die Bildung wirklich natürlicher Gruppen wesentlich gefördert werden, wenn wir erst von zahlreichen Arten aller Gruppen die verschiednen Entwicklungsstadien genau kennen werden, welche die Raupe vom Ei an bis zu ihrer Verpuppung durchläuft, viele Formen von zweifelhafter, systematischer Stellung werden dann in ihren genealogischen Beziehungen klar gelegt werden.

Dies kann jedoch nicht die Arbeit eines Einzelnen sein, nicht nur, weil das Beobachtungs-Material zu gross, sondern vor Allem weil es auf einem allzu weiten Gebiete zerstreut ist. Denn es genügt nicht, blos die europäischen Typen zu studiren, wir müssen deren möglichst viel von der ganzen von Schmetterlingen bewohnten Oberfläche der Erde kennen lernen. Diese Beobachtungen aber lassen sich nur an Ort und Stelle machen. Warum sollte es aber nicht möglich sein, auch unter tropischem Himmel die Entwicklung vom Ei an zu verfolgen, wenn man sich nicht scheut, einen Theil der Zeit, welche gewöhnlich nur dem Sammeln gewidmet ist, der Zucht und Beobachtung zu widmen? Vielleicht gelingt es mir, Einzelne der vielen, vortrefflichen, sorgfältigen und zuverlässigen Beobachter unter den Entomologen davon zu überzeugen, dass es doch ausser dem gewiss ebenfalls nothwendigen und dankenswerthen Aufsuchen neuer Formen noch ein anderes Gebiet gibt, auf welchem sich mit Erfolg arbeiten lässt: die genaue Erforschung der Entwicklung der bekannten Arten.

Der erste Abschnitt dieser Abhandlung besteht somit in der Feststellung dieser Entwicklung für die mir zugänglichen Sphingiden-Arten. Nacheinander werden Repräsentanten von sieben Gattungen theils vollständig, theils nur in einigen ihrer Stadien beschrieben und sodann durch Vergleichung untereinander und mit verwandten Arten, von denen uns die jüngeren Stadien noch unbekannt sind, ein Bild des Entwicklungsganges zu gewinnen versucht, den die Zeichnung bei jeder Gattung genommen hat. So viel wie möglich wurde in diesem Abschnitt nur das Material an Thatsachen gegeben, und die Verarbeitung desselben zu allgemeinen Schlüssen über den formalen Gang der Zeichnungsentwicklung auf den zweiten Abschnitt verspart; doch war eine völlige Trennung der Thatsachen und ihrer Verarbeitung nicht durchführbar, es erschien z. B. passend, der Betrachtung jeder Gattung am Schlusse eine Zusammenfassung der bei den verschiednen Arten erhaltenen Resultate folgen zu lassen.

Nachdem so festgestellt war, dass die Zeichnung der Sphingiden-Raupen sich äusserst allmälig, gesetzmässig und nach ganz bestimmten Richtungen hin phyletisch entwickelt hat, galt es, den Ursachen ihres ersten Auftretens, wie ihrer weitern Entwicklung nachzuspüren. Hier war in erster Linie

die Frage nach der biologischen Bedeutung der Zeichnung zu beantworten und dieser Frage ist der dritte Abschnitt gewidmet.

Hätte es sich hierbei herausgestellt, dass derselben gar keine Bedeutung für das Leben des Thieres zukommt oder doch nur ausnahmsweise, dass somit die Zeichnung wirklich das ist, was sie zu sein scheint, ein sog. »rein morphologischer«, d. h. physiologisch bedeutungsloser Charakter, so hätte die so auffallend gesetzmässige Entwicklung derselben im Laufe der Phylogenese durch keinen der bekannten Faktoren der Artabänderung erklärt werden können; die Annahme einer thätigen, innern Umwandlungskraft hätte gemacht werden müssen. Grade auf diese Untersuchung kam somit Alles an und aus diesem Grunde habe ich weit ausgeholt und nicht nur die Zeichnung der Sphingiden-Raupen, sondern auch die Raupen-Zeichnung überhaupt in die Betrachtung hereingezogen.

Das Resultat war indessen ein anderes, die Zeichnung enthüllte sich als ein für das Leben sehr bedeutsamer Charakter und es musste — auf diesem Gebiete wenigstens — die Annahme einer phyletischen Lebenskraft zurückgewiesen werden.

Dies führte zum Inhalt des fünften Abschnittes, der bestimmt ist, gewisse Einwürfe zu Gunsten der zurückgewiesenen »phyletischen Lebenskraft« zu prüfen. Der sechste Abschnitt endlich gibt die Zusammenfassung der gewonnenen Anschauungen.

Noch Eines muss ich zum Verständniss der Untersuchung selbst vorausschicken. Es war unvermeidlich, einige neue Kunstausdrücke für die verschiednen Zeichnungselemente der Raupen einzuführen, wenn überhaupt mit denselben wissenschaftlich operirt werden sollte. Ich habe die einfachsten und möglichst selbstverständlichen Bezeichnungen gewählt, die wohl auch alle hier oder dort schon in Anwendung gebracht worden sind, nur eben nicht in einem bestimmt präcisirten Sinne. Ich verstehe unter Rückenlinie, Linea dorsalis, nur die in der Mittellinie des Rückens verlaufende Längslinie, unter Stigmalinie, Linea stigmalis, die unter oder über den Stigmen verlaufenden Linien, die man dann genauer in Supra- und Infra-Stigmalinie scheiden kann, unter Subdorsalstreif, Linea subdorsalis, diejenige Linie, welche mitten zwishen Rückenstreif und Stigmenstreif verläuft.

Die Unterscheidung von Ringfleck und Augenfleck wird im Laufe der Untersuchung gegeben werden. Wie nothwendig die Einführung bestimmter Termini technici hier war, lehrt ein Blick auf irgend eine der vorhandenen Raupenbeschreibungen; auch wenn dieselbe an und für sich genau ist, macht doch der Mangel präciser Ausdrücke nicht nur die formelle Fassung derselben unnöthig lang und schwülstig, sondern er erschwert auch ungemein die Vergleichung der einen mit der andern Art, weil man nie sicher ist, ob mit demselben Ausdrucke auch der homologe Charakter gemeint ist. Wenn z. B. von der Raupe von Chaerocampa Elpenor gesagt wird: »an den Seiten der Brustringe eine hellere Längslinie«, so ist dies zwar richtig, allein man kann daraus nicht ersehen, ob diese Linie höher oben oder unten verläuft und folglich auch nicht, ob sie das Aequivalent der bei andern Arten »an den Seiten« der Segmente verlaufenden Längslinien ist. Sagt man aber statt dessen »Subdorsale auf den Brustringen und dem elften Segmente«, so ist damit gesagt, dass hier ein Rest desselben Zeichnungs-Elementes vorliegt, welches sich in voller Entwicklung bei vielen andern Sphingiden-Raupen vorfindet, ja bei derselben Art in der Jugend vorhanden ist. Die bisherige Art der Raupen-Beschreibung war eben keine wissenschaftliche, sie ging nicht darauf aus, die Morphologie der Raupen festzustellen, sondern sie war rein nur auf das praktische Bedürfniss der raschen Wiedererkennung einer aufgefundenen Raupe gerichtet. Aber auch für diesen Zweck dürfte die präcisere Art die bessere sein.

Ontogenese und Morphologie der Sphingiden-Zeichnung.

I. Die Gattung Chaerocampa. Dup.

Obgleich ich keineswegs für eine übermässige Spaltung der Gattungen eingenommen bin, halte ich doch die Trennung der von Ochsenheimer aufgestellten Gattung Deilephila in die zwei Gattungen: Chaerocampa und Deilephila sensu strictiori nach dem Vorschlage Duponchel's für gerechtfertigt. Mögen auch die Falter eine solche Trennung weniger nothwendig erscheinen lassen, so lehrt doch die Entwicklungsgeschichte der Raupen, dass in der That eine tiefe Kluft zwischen beiden Artengruppen besteht und dass dieselben nur an der Wurzel zusammenhängen.

1. Chaerocampa Elpenor. L.

Schwärmend eingefangene Weibchen legten im Zwinger einzelne spärliche Eier an Gras, Holz und besonders an den Tarlatan, mit welchem der Zwinger bezogen war. Dieselben sind nahezu kuglig, doch etwas plattgedrückt, grasgrün, ein wenig heller als die von Euphorbiae, auch etwas grösser (1,2 Mill.). Während der Entwicklung des Embryo werden sie zuerst gelblich grün, zuletzt gelblich.

Stadium I.

Die jungen Räupchen haben 4 Mill. Länge, sind unmittelbar nach dem Ausschlüpfen noch nicht grün, sondern gelblichweiss, milchglasfarbig, nur das grosse etwas gekrümmte Schwanzhorn ist schwarz. Die Räupchen sind so durchsichtig, dass man Nervensystem, Tracheen, Verdauungstractus bei schwacher Vergrösserung aufs Schönste erkennt. Sobald die Räupchen zu fressen anfangen (an Epilobium parviflorum), werden sie grün in Folge des Durch-

schimmerns der Nahrung, allmälig nimmt aber auch die Haut selbst eine stark grüne Färbung an (Taf. II. Fig. 17). Alle Individuen (im Ganzen etwa zwanzig) sind völlig gleich, alle ohne jede Spur von Zeichnung.

Stadium II.

Die erste Häutung erfolgt nach 5—6 Tagen bei einer Länge der Raupe von 9—10 Mill. Nach derselben erscheint sie glänzend grün, das Horn, wie vorher schwarz, am Grund ein wenig roth und eine feine weisse Subdorsallinie zieht sich vom Horn bis an den Kopf (Fig. 18). Dieser Letztere, sowie auch die Füsse sind grün, die Segmenteinschnitte erscheinen als helle, feine Ringstreifen und ausserdem zeigt sich die ganze obere Fläche des Segmentes fein quergeringelt, was übrigens auch schon im ersten Stadium der Fall ist.

Im Beginne dieses Stadiums ist noch keine Spur der Augenflecke zu bemerken, aber noch während desselben, wenige Tage nach der ersten Häutung bemerkt man, dass die weisse Subdorsallinie auf dem vierten und fünften Segment nicht mehr gestreckt verläuft, sondern sich in zwei kleinen Ausbiegungen nach oben krümmt. Sehr bald treten diese zwei Halbmonde stärker hervor, indem dunkleres Grün ihre Concavität ausfüllt. Dies ist die erste Anlage der spätern Augenflecke (Fig. 19 und 30).

Auch eine sehr feine, weisse Linie verbindet jetzt die Stigmen (Infra-Stigmalinie) und lässt sich vom letzten Segment bis an den Kopf verfolgen. Sie spielt keine Rolle bei der weiteren Entwicklung der Zeichnung, sondern verschwindet schon im folgenden Stadium wieder. Dagegen hält sich die blutrothe Färbung, welche jetzt an der Basis des im Uebrigen schwarzen Schwanzhorns auftritt, bis in das fünfte Stadium, um sodann auch wieder zu verschwinden.

Vor der zweiten Häutung, welche nach abermals 5—6 Tagen eintritt, besitzt die Raupe eine Länge von etwa 1,3 Cent. und zeigt bereits die für sie so charakteristische, langgestreckte, vorn stark verjüngte Gestalt, die ihr fast das Ansehen einer kleinen Nacktschnecke gibt. Uebrigens habe ich in diesem Stadium noch nicht bemerkt, dass die Raupe die 3 vordern Segmente in die 2 folgenden zurückzöge, wie das vom erwachsenen Thier so häufig geschieht.

Auch sind diese beiden Letzteren noch nicht so auffallend gross und dick, wie früher.

Stadium III.

Nach der zweiten Häutung verändert sich Zeichnung und Färbung nur in Bezug auf die Augenflecke: Die Füllung der halbmondförmig gekrümmten Subdorsallinie wird schwarz*) und da zugleich die Subdorsallinie in ihrem übrigen Verlauf sehr an Weisse und damit an Deutlichkeit verliert, treten die Halbmonde schon wie kleine Augenflecke hervor (Fig. 20).

Uebrigens bereitet sich noch während dieses Stadiums die völlige Abschnürung der bogenförmig gekrümmten Stücke von der übrigen Linie vor und unmittelbar vor der dritten Häutung haben sich die Augenflecke nach vorn und nach hinten scharf abgegrenzt, indem die schwarze Grundirung nach oben sich krümmt und den weissen, allmälig linsenförmig werdenden weissen Fleck zu umwachsen beginnt (Fig. 31).

Stadium IV.

Nach 5—6 Tagen erfolgt die dritte Häutung und nun sind die Augenflecken ganz selbstständig geworden, der weisse Fleck hat Nieren- (vorderer) oder Eiform (hinterer) angenommen, und der schwarze Grund erstreckt sich als schmaler Saum an den Seiten desselben nach oben (Fig. 21). Erst gegen Ende dieses Stadiums aber umfasst er ihn vollständig. Zugleich bekommt der centrale Theil des weissen Flecks eine eigenthümliche violettbraune nach oben zu ins gelbe spielende Färbung und nur ein peripherischer Ring davon bleibt rein weiss (Fig. 32 und 33).

Vom Subdorsalstreif sind nur noch Spuren zu erkennen, die sich fast in derselben Stärke zuweilen bis in das letzte Stadium hinein erhalten. Am deutlichsten bleibt derselbe auf dem vorletzten und auf den drei vordersten Segmenten, während er auf den beiden die Augenflecke tragenden Segmenten 4 und 5 spurlos verschwindet. In diesem Stadium macht sich die eigenthümliche Me-

---

*) Die Ablagerung von schwarzem Pigment kann schon unmittelbar vor der Häutung beginnen.

lirung der ganzen Oberseite bemerklich. Das Grün derselben ist nicht mehr gleichmässig, sondern auf hellerem Grunde zeigt sich eine Menge kurzer, sanft geschlängelter dunkelgrüner Längsstrichelchen.

An den Flanken der Raupe ordnen sich diese Striche zu schräg nach vorn und unten über die Stigmen wegziehenden, aber nur undeutlichen Schrägstreifen, welche erst im nächsten Stadium stärker hervortreten.

Stadium V.

Die vierte Häutung erfolgt 7—8 Tage nach vollendeter dritter, bei einer Grösse der Raupe von 4—5 Cent.

Während bisher alle beobachteten Individuen mit einer einzigen Ausnahme hellgrün waren, ändern jetzt die meisten ihre Farbe und werden dunkelbraun. Nur in einem Fall trat die braune Färbung schon im vorhergehenden (vierten) Stadium ein. Die ebenerwähnten Schrägstreifen erscheinen als unterbrochene matt lehmgelbe Streifen und dasselbe Lehmgelb zeigt sich als continuirliche Färbung auf den Seitenflächen der 4 vordern Segmente. Von der Subdorsallinie ist jetzt meist nur noch auf dem elften und den drei vordern Segmenten eine deutliche Spur zu sehen, und an letzterer Stelle besonders deutlich auf dem dritten Segment beginnt um ihn die Bildung eines dritten Augenfleckes durch Ablagerung von Schwarz (Fig. 22). Doch kommt es weder jetzt noch im letzten Raupenstadium zu einer vollständigen Ausbildung desselben, vielmehr bleibt die Subdorsale als continuirliche Linie auf diesen drei Segmenten bestehen. Weitere Veränderungen sind die bedeutende relative Verkürzung des Schwanzhorns, welches zugleich seine schöne schwarzrothe Farbe verliert und bräunlich wird.

Die zwei grossen Augenflecke haben nahezu ihre volle Ausbildung erreicht. Das Schwarz hat den nierenförmigen weissen Fleck vollkommen umwachsen, auf diesem aber hat sich aus den braunen, röthlichen und gelben Tönen des vorigen Stadiums ein nahezu schwarzer Fleck entwickelt: die Pupille des Auges (Fig. 33). Um hier gleich eine bestimmte Terminologie für die verschiedenen Theile der Augenflecke einzuführen, bezeichne ich die Pupille als Kern, den hellen Grund, auf welchem die Pupille steht, als Spiegel, den schwarzen Grund, der den Spiegel einschliesst, als Hof.

In diesem fünften Stadium erreicht das Thier die Länge von 6 Cent. Dann erfolgt noch eine fünfte Häutung und erst in dem sechsten Stadium wird die Raupe reif zur Verpuppung. Auffallende Veränderungen in Zeichnung oder Färbung gehen dann nicht mehr vor sich, wohl aber einige unscheinbare, die aber theoretisch von grossem Interesse sind.

Stadium VI.

In diesem Stadium tritt die Nachahmung der Augenflecke auf den drei vordersten Segmenten noch deutlicher hervor, als im fünften, und gleichzeitig wiederholen sich nun auf allen andern Segmenten vom fünften bis zum elften die Augenflecke, freilich ohne Pupille, lediglich als diffuse tiefschwarze Flecke, deren morphologische Bedeutung aber nicht im Geringsten zweifelhaft sein kann. Sie stehen genau an der Stelle des Segmentes, auf welcher sie auch bei Segment 3 und 4 stehen: nahe dem Vorderrand und ober- und unterhalb der Subdorsale. Nicht selten kann man von dieser noch eine schwache Andeutung erkennen (Fig. 23).

Bei ganz dunkelbraunen Raupen sind die Flecke allerdings nur bei günstiger Beleuchtung und genauer Kenntniss der Raupe zu erkennen, bei hellbraunen und bei grünen Individuen aber treten sie ganz scharf hervor.

Noch eine andere Neubildung habe ich nie früher als in dem sechsten Stadium betrachtet. Es sind dies kleine, punktförmige Fleckchen, welche paarig auf Segment 5—11 nahe dem Hinterrande sich zeigen. Sie können sich nicht aus der Subdorsale entwickelt haben, weil sie höher oben liegen als diese. Ihre Farbe wechselt nach der Grundfarbe der Raupe, ist aber immer heller als diese, hellgrün bei den grünen Raupen, lehmgelb bei den hellbraunen, grau bei den schwarzbraunen. Diese Rückenpunkte, wie ich sie nennen will, bieten nur dadurch ein Interesse, dass sie sich auch bei Chaerocampa Porcellus vorfinden und dort um ein Stadium früher auftreten, wie bei Elpenor.

2. Chaerocampa Porcellus.

Schwärmend eingefangene Weibchen legten in einer Schachtel einzelne Eier ab. Dieselben sind hellgrün, sphäroid, sehr ähnlich denen von Elpenor.

Stadium I.

Unmittelbar nach dem Ausschlüpfen messen die Räupchen 3,5 Mill., sind einfach hellgrün und zeigen auf dem Hinterrande jeden Segmentes eine feine weisse Querlinie, ganz so wie Chaerocampa Elpenor im zweiten Stadium. Diesem ähneln sie dadurch noch mehr, dass auch eine feine weisse Subdorsallinie schon mit blossem Auge leicht sich erkennen lässt (Fig. 24). Während die erwachsene Raupe von allen andern bekannten Chaerocampa-Arten durch den Mangel des Schwanzhorns sich auszeichnet, ist in diesem Stadium noch ein deutliches, wenn auch sehr kleines Horn vorhanden, ja es bleibt ein solches genau genommen durch die ganze Entwicklungsdauer hindurch erhalten, wächst aber nicht und wird daher allmälig im Verhältniss zur Raupe so klein, dass es bisher ganz übersehen wurde.

Nach 4—5 Tagen erfolgt die erste Häutung.

Stadium II.

Die blaugrüne Färbung bleibt unverändert, auf der Mitte des Rückens macht sich eine etwas dunkler grüne Dorsallinie bemerklich (das durchschimmernde Rückengefäss?) und die weisse Subdorsallinie erscheint jetzt sehr breit und rein weiss, viel auffallender als in irgend einem Stadium bei Elpenor (Fig. 25).

Nun tritt auch die Verjüngung des Körpers nach vorn (3 vordersten Segmente) auf und Schrägstriche über den Stigmen heben sich durch dunkles Grün deutlich von dem helleren Grund ab.

Wie bei Elpenor zeigen sich noch während des zweiten Stadiums die ersten Spuren der späteren Augenflecke, hier aber nicht als eine Krümmung der Subdorsallinie, sondern als fleckenartige Verbreiterungen derselben von stärkerer Weisse als die im übrigen Verlauf schon etwas ins Grünliche spielende Linie.

Stadium III.

Erst nach der zweiten Häutung aber beginnt auch der dunkle Hof sich zu bilden und zwar zuerst durch ein wenig Braun, welches sich am Unterrand des vordern der weissen Flecke zeigt und allmälig an Ausdehnung zunimmt und an Tiefe der Färbung. Zugleich grenzen sich beide Flecke schärfer gegen die immer mehr ins Grüne verbleichende Subdorsallinie ab (Fig. 27). Bald umwächst dann das

Braune das Weiss und das vordere Auge ist soweit fertig, während das hintere langsam nachfolgt. Die Bildung der Augen geht also hier nicht rascher vor sich als bei Elpenor.

Am Ende dieses Stadiums beträgt die Länge der Raupe etwa 4 Cent., die Grundfarbe ist noch immer meergrün, die Subdorsallinie sehr abgeblasst, nach unten ganz verwaschen, nur nach oben noch scharf abgesetzt von der grünen Grundfarbe (Fig. 26).

Stadium IV.

Nach der dritten Häutung wurden alle Raupen (5) braun, also ein Stadium früher als es bei Elpenor in der Regel geschieht. In einzelnen Fällen tritt die braune Färburg sogar schon im dritten Stadium auf. Der Subdorsalstreif war bis auf Reste auf dem letzten und den 3 ersten Segmenten verschwunden. Die Augenflecke entwickeln sich jetzt rasch bis zu voller Ausbildung, sie erhalten eine schwarze Pupille und geben dem Thier wirklich ein schreckliches Aussehen, wenn es bei drohender Gefahr durch Einziehen der vordern Segmente das vierte aufbläht (Fig. 28). Die Augenflecke des fünften Segmentes entwickeln sich weit weniger, als bei Elpenor, bleiben klein und fallen wenig ins Auge. Dagegen entstehen jetzt schon, ganz wie im letzten Stadium bei Elpenor, auf allen Segmenten, mit Ausnahme des letzten, deutliche Anlagen von Augenflecken, als unregelmässig rundliche schwarze Flecken am Vorderrand der Segmente in der Höhe der ehemaligen Subdorsallinie und dort ist das schwarze Pigment in ihrer Umgebung zu Längsstreifen angeordnet, zu welchem dann noch ein medianer Längsstreif hinzukommt, eine Zeichnung, die vielleicht die Raupe ihren Feinden noch fürchterlicher erscheinen lässt. Diese selbst.ist indessen nur auf den drei ersten Ringen zu erkennen. Sehr deutlich erscheinen dann ferner noch die bei Elpenor erwähnten »Rückenpunkte« auf Segment 5—11.

Von der dritten Häutung ab frassen die Raupen noch 11 Tage, in die noch eine vierte Häutung fiel, ohne dass aber damit eine Veränderung der Zeichnung verbunden gewesen wäre. Dann gingen sie in die Erde. Die Raupen-Entwicklung im Ganzen betrug 28 bis 29 Tage.

Die Entwicklung der Porcellus-Raupe wurde zwei Mal verfolgt,

1869 an 12, 1874 an 5 Individuen. In keinem Fall erhielt ich Raupen, welche die ganze Entwicklungsdauer hindurch grün geblieben wären, doch wird dieser Fall, wenn auch als ein seltner. in den Büchern angegeben; die Abbildung einer grün gebliebenen ausgewachsenen Raupe habe ich jedoch nirgends auffinden können und möchte deshalb einstweilen annehmen, dass grün bleibende Porcellus-Raupen — wenn sie überhaupt vorkommen — gradezu Ausnahmefälle sind. Die theoretische Bedeutung dieser Annahme wird sich später ergeben.

3. Resultate der Entwicklungsgeschichte von Chaerocampa Elpenor und Porcellus und Vergleichung mit den übrigen bekannten Chaerocampa-Arten.

Das erste Stadium von Elpenor deutet darauf hin, dass die weitest zurückliegende Stammform der Gattung noch keinerlei Zeichnung besass, dass dieselbe einfach grün gewesen ist. In späteren Nachkommen bildete sich dann die weisse Längslinie, welche ich als Subdorsale bezeichnet habe, und bei noch späteren Nachkommen schwand dieselbe wieder bis auf mehr oder weniger deutliche Reste, während zugleich aus einzelnen Stücken derselben sich die Augenflecken auf dem vierten und fünften Segment entwickelten. Erst nachdem diese zur vollen Ausbildung gelangt waren, bildeten sich als schwache Wiederholungen derselben schwarze Flecken auf den andern Segmenten mit Ausnahme des letzten.

Bei Chaerocampa Porcellus schlüpft die Raupe schon mit dem Subdorsalstreif aus dem Ei, das Stadium I. von Elpenor wird übersprungen, und wir dürfen aus dieser Thatsache schliessen, dass Porcellus die jüngere Art ist oder, was dasselbe ist, die in der Entwicklung weiter vorgeschrittene.

Damit stimmt der ganze übrige Entwicklungsgang von Porcellus, der im Wesentlichen nur eine Wiederholung der Erscheinungen bei Elpenor ist und nur in dem einen Punkte sich unterscheidet, dass alle Neubildungen um ein Stadium früher auftreten, als dort. So die Umwandlung der grünen Grundfärbung in die braune, so die Wiederholung der Augenflecke auf den übrigen Segmenten in Gestalt verwaschener schwarzer Flecke, so das Auftreten der hellen »Rückenpunkte«. Nur die Augenflecke selbst erscheinen in demselben Stadium, und ebenso bildet sich auch die

sog. »Schweinchenform« der Raupe, d. h. die starke rüsselartige Verjüngung der vordern Segmente in demselben Stadium aus, nämlich im zweiten.

Aus diesen allein bekannten Entwicklungsdaten werden wir auf vier Hauptstufen der phyletischen Entwicklung der Gattung zurückschliessen dürfen. Die erste Stufe ist einfach grün, ohne jede Zeichnung, die zweite weist bereits eine Subdorsale auf, die dritte Augenflecke auf dem dritten und vierten Segment, und die vierte wiederholt die Augenflecke, wenn auch nur in Andeutungen, auf allen übrigen Segmenten mit einziger Ausnahme des rudimentären zwölften Segmentes.

Vergleicht man nun hiermit die übrigen bekannten Raupen von Chaerocampa-Arten, so ergibt sich das interessante Resultat, dass dieselben sich in drei Gruppen sondern lassen, welche genau den drei letzten phyletischen Stufen entsprechen, wie sie soeben aus der Ontogenese von Chaerocampa Elpenor und Porcellus abgeleitet wurden.

Von der Gattung Chaerocampa*) sind im Ganzen über 50 Arten beschrieben worden, nur von 15 Arten aber kennt man die Raupen und zwar stets nur unter der Form, welche sie im letzten Stadium der Ontogenese besitzen.

Gruppe 1. Ich kann nur wenige Vertreter für sie anführen. Zuerst sei Chaerocampa Syriaca genannt, die ich in zwei aufgeblasenen Exemplaren in der Staudinger'schen Sammlung gesehen und in Fig. 29 abgebildet habe. Die Raupe ist grün und hat ausser den vielen Chaerocampa-Raupen zukommenden kurzen Schrägstreifen über den Füssen als einzige Zeichnung eine einfache, weisse Subdorsale ohne jede Spur von Augenflecken. Sie entspricht also genau dem zweiten Stadium in der Ontogenese von Chaerocampa Elpenor und Porcellus.

*) Ich ziehe die Gattungen Pergesa Walk. und Darapsa Walk. mit zu Chaerocampa Dup.; die erste von ihnen scheint mir überhaupt unhaltbar, da man zwei Arten, deren Raupen eine so vollständige Uebereinstimmung zeigen, wie Chaerocampa Elpenor und Porcellus unmöglich in zwei Gattungen auseinander reissen kann! Porcellus wird aber wegen seines in der That etwas verschiedenen Flügelschnittes zur Gattung Pergesa gezogen. Es zeigt sich an diesem Beispiel deutlich, wie gefährlich es ist, ohne alle Rücksicht auf die Raupen Schmetterlingsgattungen aufzustellen. Auch die Gattung Darapsa Walk. scheint mir von sehr zweifelhaftem Werth und bedarf jedenfalls noch einer genauen Nachprüfung mit Berücksichtigung der Raupenformen.

Leider sind die Nachrichten über diese Art so ungenügend, auch in Betreff des Schmetterlings, dass sich nicht einmal mit voller Bestimmtheit aus der Grösse der beiden Raupen auf ihr Alter schliessen lässt. Sollte der Schmetterling die Grösse von Elpenor besitzen, dann wäre die abgebildete Raupe von 5,3 Cent. Länge jedenfalls nicht aus dem letzten, sondern dem vorletzten Stadium und es müsste zweifelhaft gelassen werden, ob sie vielleicht im letzten Stadium noch Augenflecke bekommt, oder nicht.

Dass aber Arten existiren, welche auch im letzten Stadium der Ontogenese dem Stadium 2 von Elpenor entsprechen, zeigen die zwei bekannten Arten der von Walker nach den Imagines aufgestellten Gattung Darapsa. Von dieser Gattung werden im Gray'schen Catalog zehn Arten aufgeführt, von zweien derselben sind die Raupen im erwachsenen Zustand bekannt durch die vortrefflichen Abbildungen von Abbot und Smith*). Diese besitzen die »Schweinchenform« in ausgezeichnetem Grade; eine Raupe ist in der Stellung abgebildet, welche auch unsere Chaerocampa-Raupen bei herannahender Gefahr sofort annehmen: die drei vordersten Segmente sind in das vierte eingezogen (Fig. 34 ist eine Copie darnach). Augenflecke sind aber weder bei D. Myron noch bei D. Choerilus vorhanden, sondern nur ein breiter, weisser Subdorsalstreif und unterhalb desselben weisse Schrägstreifen, welche ganz ähnlich wie im Stadium III. von Porcellus mit der Subdorsale zusammentreffen, gewissermassen aus ihr hervorgehen.

Gruppe 2. Sie enthält zahlreiche Arten, welche, wie unsre einheimischen Chaerocampa Elpenor und Porcellus auf Segment vier und fünf Augenflecke tragen, während die übrigen frei davon sind, oder höchstens nur Andeutungen davon aufweisen. Hierher gehören ausser den beiden genannten Arten noch fünf andere, nämlich in Europa noch Chaerocampa Celerio und Alecto (? nicht sicher bekannt!), in Indien Chaerocampa Nessus Drury und Lucasi Boisd.**) und eine unbenannte Art aus Port Natal in Afrika.

---

*) Abbot & Smith. The natural history of the raver Lepidopterous Insects of Georgia, collected from the observations of John Abbott, with the plants on which they feed. London 1797. Fol. 2 vol.

**) Abgebildet in „A Catalogue of Lepidopterous Insects in the Museum of the East. India Company by Thomas Horsfield and Frederic Moore. London 1857. Vol. I. Pl. XI.“

Die Subdorsale kann dabei mehr oder weniger erhalten sein. So besitzt Chaerocampa Celerio nach der Abbildung Hübner's eine breite gelbe Linie vom Horn an bis zum sechsten Segment, dagegen fehlt sie hier auf den drei vordern Segmenten vollständig.

Bei der unbenannten Art aus Port Natal*) erstreckt sich die Subdorsale sogar bis zum Vorderrand des fünften Segmentes, es steht auch nur auf dem vierten ein ausgebildeter Augenfleck, auf allen folgenden aber sind Andeutungen von solchen zu erkennen, als dunkle Flecken wie bei Elpenor und Porcellus.

Den Uebergang zu der dritten Gruppe bildet dann eine ebenfalls unbenannte Art aus Mozambique*). Bei ihr sind auf Segment 4 und 5 ziemlich grosse Augenflecke entwickelt, dann folgt eine nur stellenweise deutlich markirte Subdorsale, auf welcher kleine, rundliche, noch nicht vollständig von ihr abgegrenzte Fleckchen stehen und zwar je eines nahe dem Vorderrand jeden Segmentes, also etwas weiter ausgebildete Wiederholungen der vordern Augenflecke.

Gruppe 3. Bei den hierher gehörenden Arten wiederholen sich die Augenflecke nach rückwärts auf allen Segmenten. Ich kenne sieben derartig gezeichnete Chaerocampa-Raupen, von denen Chaerocampa Bisecta Horsfield**) sich noch an die vorhergehende Gruppe anlehnt, indem hier die Wiederholungen der Augenflecke auf den Segmenten sechs bis elf noch nicht die volle Ausbildung erlangt haben. Vollständig gleich scheinen sie bei Chaerocampa Oldenlandiae**) Fabr. zu sein, sowie auch bei Chaerocampa Alecto***) aus Indien, während sie bei Chaerocampa Actaeus Cram.***) sowie bei Chaerocampa Tersa aus Nordamerika (Taf. II. Fig. 28) auf den übrigen Segmenten kleiner sind als der Augenfleck auf dem vierten Segment und bei Chaerocampa Celerio Linn. aus Indien†) die Grösse der Flecke von vornen nach hinten zu abnimmt.

Auch in dieser Gruppe verhält sich die Subdorsale sehr verschieden. Bei einigen Arten scheint sie völlig verschwunden zu sein (Chaerocampa Actaeus, Celerio), bei andern ist sie als

*) Abgebildet in „Transact. Entom. Soc. new series Bd. IV. Pl. XIII."

**) Cat. Lep. Ins. East India Comp. Pl. XIII.

***) Horsfield a. a. O. Taf. X.

†) Ebendaselbst Taf. XI.

Lichtstreif noch vorhanden und zieht über alle Segmente (Chaerocampa Alecto), bei noch andern ist sie als breiter, weisser Streif erhalten wenn auch nur bis zum vierten Segment (Chaerocampa Tersa, Fig. 28).

Der Subdorsalstreif ist somit bei den Arten, welche bereits Augenflecke besitzen, ein sehr variabler Charakter. Interessant ist es aber, dass auch in dieser am weitesten vorgeschrittenen Gruppe die Subdorsale überhaupt noch vorkommt, weil hierdurch eine ähnliche Entwicklung der Augenflecke, wie bei Chaerocampa Elpenor und Porcellus fast zur Gewissheit wird.

Die Ontogenese dieser tropischen Arten würde darüber definitiven Aufschluss geben können, leider aber kennen wir die Jugendformen von keiner einzigen Art, und so lässt sich nur vermuthen, dass mindestens einige von ihnen im ersten Stadium noch die einfache Subdorsale ohne Augenflecke aufweisen werde, dass dann im zweiten Stadium die beiden primären Augenfleck-Paare auf dem vierten und fünften Segment sich ausbilden und erst in den letzten Stadien die Uebertragung auf die übrigen Ringe stattfinden werde.

Die letzte Annahme geht unmittelbar aus der Ontogenese von Elpenor und Porcellus hervor, für ihre Berechtigung spricht auch die schon erwähnte bedeutendere Grösse der Augenflecke bei mehreren Arten der dritten Gruppe. Sie würde schliesslich noch sehr bestimmt gestützt werden durch das Verhalten der Raupe von Chaerocampa Celerio in Indien, vorausgesetzt, dass die hierauf bezüglichen Angaben Horsefield's nicht auf einer Verwechselung der Art beruhen. Dieser verdiente Beobachter, der zuerst planmässig eine grosse Anzahl tropischer Raupenformen züchtete, beschrieb und in ziemlich guten Abbildungen darstellen liess, gibt auch eine Abbildung der indischen Raupe von Chaerocampa Celerio. Nach dieser besässe dieselbe Augenflecke auf allen Segmenten vom vierten bis zehnten. Die europäische Raupe derselben Art hat nur auf Segment 4 und 5 Augenflecke, Horsefield scheint dieselbe nicht gekannt zu haben, da er keinerlei Bemerkung zu seiner Notiz über Chaerocampa Celerio aus Indien hinzufügt.

Gehört die von ihm abgebildete Raupe wirklich zu Celerio — was ich keineswegs für unwahrscheinlich halte — so ist dadurch nicht nur erwiesen, dass bei den Raupen der dritten Gruppe die

Augenflecke auf den hinteren Segmenten sekundär, durch Wiederholung der vorderen primären entstanden sind, sondern wir würden damit festgestellt haben, dass ein und dieselbe Art gleichzeitig auf zwei verschiedenen Wohngebieten auf zwei verschiedenen phyletischen Stadien angelangt sein kann.

Fassen wir schliesslich die Thatsachen, welche die Ontogenese der beiden deutschen Arten und jene, welche die ausgebildete Form der übrigen Arten an die Hand gibt zusammen, so lässt sich daraus mit ziemlicher Sicherheit ein Bild vom Entwicklungsgang der Gattung Chaerocampa entwerfen. Von den vier phyletischen Stadien, welche aus der Ontogenese von Elpenor und Porcellus sich ableiten liessen, bilden drei heute noch den Endpunkt der Entwicklung bei lebenden Arten. Die grosse Verschiedenheit der Raupen dieser Gattung erklärt sich demnach sehr einfach daraus, dass sie auf verschiedner Höhe phyletischer Entwicklung stehen, einige Arten sind weit zurückgeblieben (Gruppe 1), andere mehr vorgeschritten (Gruppe 2), noch andere auf der Höhe der Entwicklung angelangt (Gruppe 3). Es stimmt gut zu dieser Anschauung, dass die dritte Gruppe nur aus tropischen Arten besteht, da viele Thatsachen dafür sprechen, dass unter den Tropen die phyletische Entwicklung rascher vor sich geht, als in gemässigtem Klima.

Soll aber die Entstehung der so auffallenden Zeichnung kurz charakterisirt werden, so beruht dieselbe auf der lokalen Umbildung zweier Stückchen des Subdorsalstreifs zu Augenflecken, sowie der späteren Uebertragung dieser beiden primären Augenflecke auf die dahinter gelegenen Segmente. Die Augenflecke entstehen immer auf Segment vier und fünf und die Uebertragung schreitet von hier aus meistens nur nach rückwärts fort, in einigen Fällen aber auch zugleich nach vorwärts. Hierin d. h. in dem Ausgangspunkt der Augenfleckbildung liegt ein durchgreifender Unterschied der Gattung Chaerocampa von der mit ihr häufig zusammengeworfenen Gattung Deilephila, bei welcher der Ausgangspunkt eines ganz ähnlichen Zeichnungscharakters an anderer Stelle liegt.

II. Die Gattung Deilephila. O.

Mir sind die Raupen von neun Arten des europäischen Faunengebietes und die einer nordamerikanischen Art bekannt. Ihre Zeichnung ist ungemein verschieden und scheint auf den ersten Blick wenig Hoffnung zu bieten, sich auf eine gemeinsame Grundform zurückführen zu lassen.

Man kann diese zehn Arten nach ihrer Zeichnung in 5 Gruppen sondern, welche ich kurz bezeichnen will, ehe ich zur Darstellung der Ontogenese übergehe.

Die erste Gruppe wird von drei Arten gebildet. Es gehört zu ihr die verbreitetste und häufigste aller europäischen Deilephila-Arten D. Euphorbiae und ausser ihr noch D. Dahlii aus Sardinien und Corsika, sowie D. Nicaea, eine Art von ebenfalls sehr beschränktem Verbreitungsbezirk, da sie nur in einem kleinen Gebiete der französischen Mittelmeerküste vorzukommen scheint. Alle drei Arten stimmen insoweit in ihrer Zeichnung überein, als sie im ausgewachsenen Zustand zwei Reihen von Ringflecken jederseits besitzen, während eine Subdorsallinie vollständig fehlt.

Die zweite, wiederum aus drei Arten bestehende Gruppe zeigt auch noch grosse Aehnlichkeit mit Euphorbiae, hat aber nur eine einzige Reihe von Ringflecken. Dahin gehört D. Vespertilio, Galii und die in Algerien vorkommende Mauretanica.

Für die folgende Gruppe kenne ich nur einen Vertreter: D. Livornica Esp. Sie besitzt eine einfache Reihe von Ringflecken, welche durch eine Subdorsallinie verbunden werden.

Eine weitere Gruppe wird von der am kaspischen Meer vorkommenden D. Zygophylli und der nordamerikanischen D. Lineata gebildet, welche einen starken Subdorsalstreif besitzt, in welchen aber mehr oder weniger deutlich Ringflecke eingeschaltet sind, die ich als offne bezeichne, weil die schwarze Einfassung derselben in Gestalt eines obern und untern Bogens auftritt und noch nicht die Subdorsale schneidet.

Bei der letzten Gruppe, repräsentirt durch die am Fuss der Alpen (Wallis) und südlich bis Andalusien vorkommende D. Hippophaes ist nur ein breiter Subdorsalstreif vorhanden, in der Regel ohne jede Spur von einer Fleckenreihe.

Die erwähnten bedeutenden Unterschiede in der Zeichnung dieser fünf Gruppen beruhen nun keineswegs etwa auf Zufälligkeiten, sondern sie entsprechen verschiedenen phyletischen Entwicklungsstadien, mit andern Worten: die fünf Gruppen sind von verschiedenem Alter, die zuerst genannte Gruppe (Euphorbiae etc.) ist die jüngste, die zuletzt genannte (D. Hippophaes) die älteste der Gattung.

Ihrem phyletischen Alter nach folgen sich die Gruppen in der umgekehrten Reihenfolge, die erste ist die von Hippophaes, die zweite die von Zygophylli, die dritte die von Livornica, die vierte die von Galii und die fünfte und jüngste die von Euphorbiae. Nur von der letzten Gruppe ist mir die Entwicklungsgeschichte einer Art vollständig bekannt und dies ist der Grund, warum ich in Folgendem mit dieser Gruppe beginne und also von den jüngsten zu den ältesten Formen voranschreite, statt den natürlicheren Weg von den einfachsten und ältesten zu den complicirteren jüngeren einzuschlagen.

1. Deilephila Euphorbiae.

Frisch eingefangene weibliche Schmetterlinge wurden in einen Zwinger von der Grösse eines kleinen Zimmers gebracht. Obgleich sie sich dort keineswegs recht wohl fühlten, vielmehr sich Flügel und Kopf an den Tarlatanwänden vielfach zerstiessen, so legten doch einige von ihnen Eier ab und zwar einzeln an die Basis der Blätter von Euphorbia Cyparissias. Dieselben ähneln sehr den Eiern von Chaerocampa Elpenor, sind wie diese sphäroid, allein etwas kleiner und etwas dunkler grün. Sie werden in kleinen Gruppen, bis zu sieben Stück, nahe beieinander abgesetzt, doch so, dass sie sich nicht berühren, selten auf die Spitze eines Blättchens, immer aber nahe der Spitze eines Zweiges, also da, wo junge Blatttriebe in nächster Nähe sind.

Während der Embryonal - Entwicklung verfärben sich die Eier, werden gelblich, stellenweise schwärzlich, zuletzt ganz schwärzlich.

Stadium I.

Die jungen Räupchen (Fig. 37) messen unmittelbar nach dem Ausschlüpfen 4 Mill., sind zuerst etwas heller, werden aber schon nach einer halben Stunde für das blosse Auge tief sammtschwarz; später, bei zunehmender Grösse erblassen sie wieder, werden grünlichschwarz und später schwärzlichgrün. Bei stärkerer Vergrösserung (Fig. 38) zeigen sie von Anfang an ein schwärzliches Grün, das Horn ist schwarz, ebenso der Kopf, Füsse und eine halbmondförmige Chitinplatte auf dem Rücken des Prothorax, sowie eine paarige und zwei unpaarige Chitinplatten auf dem letzten Segment. Von der späteren Zeichnung der Raupe ist noch gar Nichts vorhanden. Die Stigmen heben sich als weisse Flecke ab. Auf jedem Segment steht eine Anzahl (meist 10) Wärzchen, von denen jede eine einfache Borste trägt.

Wenn die Räupchen die Länge von 7 Mill. erreicht haben, sind sie olivengrün und stechen dann nicht mehr so grell ab von dem Grün der Euphorbia-Blätter, wie vorher. Irgend eine Zeichnung besitzen sie auch dann noch nicht.

Stadium II.

Nach fünf Tagen erfolgt die erste Häutung und mit ihr erscheint plötzlich und ganz unvermittelt eine schon sehr complicirte Zeichnung. Die Grundfarbe ist jetzt ein helles, gelbliches Grün (Fig. 39). Auf jedem der 12 Segmente steht nahe dem Vorderrand ein rein weisser, runder Fleck mitten auf einem grossen, in die Quere gezogenen schwarzen Fleck. Ich bezeichne sie, entsprechend der bei Chaerocampa eingeführten Nomenclatur als weissen »Spiegel« auf schwarzem »Hof«, beide zusammen aber als »Ringfleck« zum Unterschied von den eigentlichen Augenflecken, bei welchen noch ein »Kern«, die Pupille des Auges, hinzukommt. Nicht bei allen Individuen, aber bei vielen sehr deutlich sieht man Spuren einer Subdorsallinie als hellen, weisslichen Lichtstreif die weissen Flecke miteinander verbinden. Das Horn, die Thoracal- und Afterfüsse und einige Flecken am Kopf sind schwarz.

So bleiben die Räupchen unverändert, bis nach 4 Tagen bei einer Länge von 17 Mill. die zweite Häutung eintritt, welche wieder eben so grosse Veränderungen mit sich führt, wie die erste.

Stadium III.

Die Raupe bekommt nun das gekörnelte (chagrinartige) Aussehen, welches sie im erwachsenen Zustand besitzt. Kleine, weisse, körnerähnliche Wärzchen ziehen in Längsreihen angeordnet vom Rückenstreif bis zur Stigmalinie und zeigen sich auch noch unterhalb derselben auf den Bauchfüssen. Sie sind nicht nur als ein Charakter von Werth, der die Gattungen Deilephila und Chaerocampa trennt, sondern sie spielen auch beim Zustandekommen der eigenthümlichen Fleckenzeichnung eine Rolle, wie später gezeigt werden soll.

Die Grundfarbe der Raupe ist jetzt ein helles Grün (Fig. 40), welches jedoch an bestimmten Stellen von Schwarz verdrängt ist. Von dem schwarzen »Hof« der Ringflecke erstrecken sich zwei dreieckige schwarze Zipfel gegen den Hinterrand des Segmentes zu, ohne denselben gewöhnlich jetzt schon zu erreichen.

Die Ringflecke sind nicht wesentlich verändert, doch bemerkt man meistens jetzt schon, dass die Chagrinfleckchen, welche unter jedem Ringfleck stehen, etwas grösser sind und dichter beisammen stehen, als an andern Stellen. Sie verschmelzen im folgenden Stadium zu einem zweiten, weissen Spiegel, so dass dann zwei Ringflecke übereinander stehen, deren schwarze Höfe aber zusammenfliessen. Zuweilen findet die Ausbildung des zweiten Ringflecks schon in diesem Stadium statt (Fig. 42).

Die Subdorsale ist jetzt vollständig verschwunden, über den Füssen verläuft ein breiter Streif, der Stigma-Streif*). Das Horn ist gelb mit schwarzer Spitze. Am Kopf haben die beiden schwarzen Flecke an Grösse zugenommen.

Stadium IV.

Die dritte Häutung, welche nach abermals vier Tagen bereits eintritt, bringt keine so bedeutenden Veränderungen mit sich. Das Grün des Grundes verschwindet jetzt vollständig und macht einem matten Schwarz Platz. Uebrigens sind die Raupen jetzt, wie auch schon im vorigen Stadium, sehr variabel. So kann sich z. B. ein dreieckiges Stückchen des grünen Grundes am Hinterrand der Seg-

*) Genau genommen müsste dieser Streif als Infrastigma-Streif bezeichnet werden, doch hat dies nur da einen Sinn, wo zugleich ein Suprastigma-Streif vorkommt, wie z. B. bei Anceryx Pinastri.

mente erhalten (Fig. 41), und solche Individuen, welche diesen Charakter besitzen, erweisen sich gewöhnlich auch durch das Fehlen des zweiten Spiegels im Ringfleck als zurückgeblieben in der Entwicklung der Zeichnung. In Fig. 41 sind die Chagrinfleckchen, aus welchen sich dieser zweite Spiegel später bilden wird, schon deutlich etwas grösser, als die andern und auf Segment elf sind zwei von ihnen bereits zusammengeflossen.

Stadium V.

Nach abermals vier Tagen folgt die vierte Häutung. Die Zeichnung bleibt dieselbe, doch werden die Farben lebhafter; das Ziegelroth an Kopf, Horn, Rückenstreif und Füssen verwandelt sich in Feuerroth. Der vorher abwechselnd grün und gelbe Stigma-Streif löst sich gewöhnlich in eine Reihe rothgelber Flecke auf.

Zehn Tage später, bei einer Länge von 8,5 Cent. hört die Raupe auf zu fressen und bereitet sich zur Verpuppung.

Auch in diesem letzten Stadium ist die Variabilität der Färbung sehr gross. Variabel ist eigentlich jeder Charakter, obgleich es vorkommt, dass die Individuen ein und derselben Brut sehr wenig Abweichungen zeigen*). So ist die Rückenlinie bald schwarz, bald roth oder roth von Schwarz unterbrochen, so dass nur noch kleine, rothe Fleckchen bleiben. Der Kopf ist bald ganz roth, bald trägt er schwarze Flecken. Am Bauch herrscht meist Roth vor, bei Einzelnen aber ist dasselbe in Schwarz verwandelt. Auch die Grundfarbe schwankt, meist ist sie ein glänzendes Braunschwarz, zuweilen ein mattes Kohlschwarz. Ebenso sind die Chagrinfleckchen bald weiss, bald gelb, und auch die »Spiegel« der Ringflecke sind oft gelblich.

Die interessantesten Variationen aber scheinen mir die folgenden zu sein:

Bei vielen Individuen vom Kaiserstuhl (Breisgau) war das Roth ungemein lebhaft und beschränkte sich nicht auf die gewöhnlichen Stellen, sondern nahm ausserdem noch das Dreieck am

---

*) Darauf beruht offenbar die Angabe des so überaus zuverlässigen Rösel, dass die Raupe von Euphorbiae sehr wenig variabel sei (Insektenbelustigungen Bd. III. S. 36). Ich theilte früher diese Meinung, bis ich mich überzeugte, dass diese Art an manchen Orten zwar sehr konstant, an andern aber sehr variabel ist. Es scheinen lokale Einflüsse die Raupe veränderlich zu machen.

Hinterrand der Segmente ein (Fig. 44), welches in den Stadien III. und IV. vom Grün eingenommen wurde (Fig. 42). Diese Variation ist auch von Hübner schon abgebildet worden.

Bei einem Individuum (Fig. 43) fehlte der untere Ringfleck, dagegen besass der eine vorhandene einen schön rothen Kern, der zwar nach vornen zu verwaschen aufhörte, aber doch den ersten Schritt zur Bildung eines vollständigen Augenfleckes darstellt.

Ob in die letzten zehn Tage noch eine fünfte Häutung fällt, kann ich nicht ganz bestimmt verneinen, wenn ich auch sehr daran zweifle. Gewiss ist aber, dass einige Zeit vor der Verpuppung und zwar, während die Thiere noch fressen, die auffallenden Farben verschwinden und Schwarz die Hauptfarbe wird.

Offenbar ist die Ontogenese dieser Art nur ein sehr unvollständiges Bild ihrer phyletischen Entwicklung. Das geht allein schon aus der grossen Kluft hervor, welche zwischen dem ersten und zweiten Stadium liegt. Eine Reihe von Ringflecken kann nicht plötzlich und unvermittelt entstanden sein, vielmehr wird sie sich aller Wahrscheinlichkeit nach aus einer Subdorsale entwickelt haben, die aber bei Euphorbiae nur noch im zweitem Stadium und auch da nur als ein schwacher Lichtstreif angedeutet ist.

Diese Vermuthung wird zur Gewissheit, wenn wir die übrigen Arten von Deilephila zu Hülfe ziehen.

2. Deilephila Nicaea.

Ich kenne diese Art nur aus aufgeblasenen Exemplaren der Staudinger'schen Sammlung und aus den Abbildungen Duponchel's, von welchen Fig. 51 meiner Tafel III. eine Copie ist. Die ausgewachsene Raupe besitzt zwei völlig getrennte Reihen von Ringflecken. Duponchel bildet noch zwei jüngere Entwicklungsstadien ab, von denen das jüngere wohl das dritte Stadium ist. Das 18 Mill. lange Thier ist blattgrün, zeigt keine Spur eines Subdorsalstreifens und trägt bereits die beiden Reihen von Ringflecken, welche sich von denen des folgenden und des letzten Stadiums nur durch die noch grüne Farbe des Spiegels unterscheiden.

3. Deilephila Dahlii

kenne ich aus zahlreichen Exemplaren verschiedener Stadien, welche Herr Dr. Staudinger in Sardinien gesammelt und in aufgeblasenem Zustande aufbewahrt hat.

Das erste Stadium ist schwärzlich und zeigt, ganz wie das entsprechende Stadium von Euphorbiae noch gar keine Zeichnung.

Leider fehlt das zweite Stadium in der Staudinger'schen Sammlung. Das dritte zeigt bereits eine Reihe von Ringflecken, welche aber noch durch eine sehr deutlich und scharf ausgebildete Subdorsale verbunden wird. Im vierten Stadium kommt dann noch eine zweite (untere) Reihe von Ringflecken hinzu, während in der Regel zugleich der Subdorsalstreif verschwindet.

So bleibt es auch im fünften Stadium, welches in der Zeichnung grosse Aehnlichkeit mit Euphorbiae besitzt, während es sich in der Färbung nicht unwesentlich von ihm zu unterscheiden scheint, soweit man darüber nach conservirten Exemplaren und nach vereinzelten Abbildungen (bei Duponchel, Hübner) urtheilen kann. Uebrigens habe ich mehrere Exemplare des letzten Stadiums gesehen, bei welchen die Subdorsale noch als breiter Lichtstreif deutlich zu erkennen war.

Aus der vierten Gruppe der von Galii scheint mir besonders das Wenige wichtig, was ich über die Entwicklung von D. Vespertilio feststellen konnte.

4. Deilephila Vespertilio.

Leider ist es mir bis jetzt noch nicht gelungen befruchtete Eier dieser Art zu erhalten, so dass ich über das erste Stadium Nichts aussagen kann. Dasselbe wäre nicht nur wegen der Zeichnung, sondern auch wegen eines etwa noch vorhandenen Restes des Schwanzhornes von Interesse.

Auch das zweite Stadium ist mir nur aus seinem Ende bekannt, da die einzige Ende Juni 1873 an Epilobium rosmarinifolium gefundene Raupe sich bereits dicht vor ihrer zweiten Häutung befand. In der Regel aber pflegen bei so jungen Raupen die Neubildungen, welche das folgende Stadium bringt, schon am Ende des vorhergehenden durch die dünne Chitinhaut durchzuschimmern und dadurch die Zeichnung des Thieres zu verändern.

Diese Raupe mass etwa 16 Mill., war schön grasgrün, glänzend und glatt (Fig. 13). Eine breite, weisse Subdorsallinie zog vom vorletzten Segment, auf welchem das Horn schon vollständig fehlte, bis auf das erste Segment. Bei genauem Zusehen

erkannte man nahe dem Vorderrand jeden Segmentes die erste Spur der späteren Ringflecke in Gestalt eines schwach gelben, rundlichen, übrigens nicht scharf umschriebenen, auf der Subdorsallinie selbst stehenden Fleckes (Fig. 13). Derselbe fehlte nur auf Segment eins, auf welchem auch später kein Ringfleck steht.

Ausser diesen Zeichnungselementen war nur noch ein gelblichweisser Stigmastreif zu beobachten.

Leider ging dieses einzige Exemplar zu Grunde, ehe es die Häutung, zu der es sich anschickte, überstanden hatte. Jedenfalls ist mit dieser bereits eine sehr bedeutende Umwandlung verbunden. Ich schliesse dies aus einem aufgeblasenen Exemplar der Staudinger'schen Sammlung, welches bei einer Länge von nur 18 Mill. doch schon die spätere graue Färbung an Stelle des schönen Grün zeigt. Die breite weisse Subdorsale trägt auf jedem Segment ein rothes Fleckchen, oben und unten von schwarzem Halbmond eingefasst (Fig. 49 A.). Dies wäre das dritte Stadium. Daran schliesst sich dann das vierte Stadium, von dem ich mehrere Raupen lebend gesehen habe. Auch hier ist bei manchen Raupen die Subdorsale noch völlig deutlich vorhanden (Fig. 14), aber die Flecke (Spiegel) sind jetzt vollständig von einem schmalen schwarzen Ring (Hof) umgeben, der sie scharf von der Subdorsale absetzt (Fig. 49 B.). Im fünften Stadium wird dann dieser Ring zu einem etwas unregelmässig gestalteten schwarzen Hof, während die Subdorsale vollständig verschwindet (Fig. 51 und 49 C.). Die Spiegel selbst sind weiss, tragen aber meist noch einen röthlichen Kernfleck, der offenbar dem primären gelben Flecken entspricht, mit welchem die ganze Entwicklung ihren Anfang nahm. Doch fehlt er auch zuweilen, wie denn auch in den früheren Stadien mancherlei Variationen vorkommen, die sich aber alle als Bildungshemmung oder -Verzögerung leicht verstehen lassen. So schwindet die Subdorsale oft früher und ist im Stadium IV. nur noch als schwacher Lichtstreif vorhanden.

5. Deilephila Galii.

Ganz ähnlich scheint die Entwicklung der Zeichnung von D. Galii vor sich zu gehen. Bei der erwachsenen Raupe ist auch hier keine Spur einer Subdorsallinie zu erkennen. Auf dunkel olivengrünem oder auch schwärzlichbraunem, braunem oder lehmgelben

Grund steht eine Reihe grosser schwarzer Flecke, deren jeder wieder einen unregelmässig rundlichen gelblichweisen Spiegel trägt. Leider ist es mir auch hier bis jetzt nicht gelungen, befruchtete Eier zu bekommen. Aber eine einzige Abbildung einer 2,5 Cent. langen Raupe findet sich bei Hübner. Sie ist hellgrün, und hat 5 Längslinien, eine Dorsal-, zwei Subdorsal- und Stigmalinien. Die Subdorsallinie ist weiss und trägt an Stelle der späteren Ringflecke kleine rothe Flecken, während sie selbst an diesen Stellen schwarz gesäumt ist.

Wahrscheinlich hatte Hübner das dritte Stadium vor sich und danach würde man vermuthen dürfen, dass das zweite eine von Flecken noch freie Subdorsallinie besitzt, oder doch nur so schwache Anfänge der Flecken, wie im zweiten Stadium bei Vespertilio.

Das vierte Stadium habe ich selbst in zwei Individuen im Oberengadin gefunden. Das eine davon (Fig. 45) war bereits sehr dunkel, schwarzgrün in der Grundfarbe*) mit grünlichweisser Dorsallinie. Auch hier war die Subdorsale als breiter, scharfbegrenzter, weisslichgrüner Streif in ganzer Ausdehnung noch vorhanden und die in sie eingeschalteten Ringflecke bestanden aus einem schwefelgelben Spiegel mit orangerothem Kern; der schwarze Hof griff noch nicht über die Subdorsale, osndern beschränkte sich noch auf zwei etwas verwaschene Halbmonde über und unter dem Spiegel. Nur die zwei vordersten Spiegel (auf Segment 2 und 3) entbehrten des Kernes.

Die übrigen Eigenthümlichkeiten der Färbung ergeben sich aus der Abbildung, ich hebe hier nur noch das Vorhandensein von Chagrinfleckchen heraus, welche die Flanken und auch einen Theil des Bauchs bedecken.

Dieses Exemplar mass 3,3 Cent. in der Länge, ein zweites von 2,8 Cent. verhielt sich zwar im Wesentlichen gleich, zeigte aber, dass auf dieser Entwicklungsstufe eine bedeutende Variabilität herrschen muss. Es war pechschwarz mit sehr undeutlicher Subdorsale und wenig hervortretenden Ringflecken, deren Spiegel aber auch schwefelgelb war und den orangerothen Kern einschloss. Die Chagrinirung war ebenso stark ausgebildet, die Chagrinfleckchen gelb statt weiss.

*) Das Grün in Fig. 45 ist bedeutend zu hell gerathen im Farbendruck.

Besonders aber ist hervorzuheben, weil in theoretischer Beziehung wichtig, dass hier auf den drei vordersten Segmenten die Ringflecke fehlten und auf dem vierten nur eine schwache Andeutung davon sich erkennen liess. Auch bei der abgebildeten Raupe nehmen die Ringflecke an Deutlichkeit von hinten nach vornen zu ab.

Stadium V.

Die beiden eben beschriebenen Individuen bekamen nach ihrer Häutung die bekannte, oben bereits kurz geschilderte Zeichnung der ausgewachsenen Galii-Raupe. Das fünfte Stadium ist das letzte.

Bekannt ist auch, dass diese Raupe in mehreren Farben vorkommt, wie denn Rösel sie in drei Variationen abbildet, hellgrün, olivengrün und lehmgelb. Seitdem hat man es nicht der Mühe werth gehalten, auf Raupenfärbungen Acht zu haben, so dass z. B. in dem bekannten Buch von Wilde*) selbst diese Rösel'sche Beobachtung keinen Platz gefunden hat und die Raupe von Galii einfach als »schwärzlich olivengrün« beschrieben wird.

Ich hatte Gelegenheit, die ziemlich seltene Art in 25 ausgewachsenen Exemplaren nebeneinander beobachten zu können und konnte so feststellen, dass es sich hier nicht um einen eigentlichen Di- oder Polymorphismus handelt, sondern um einen hohen Grad von Variabilität. Es sind nicht mehrere scharf getrennte Färbungen, sondern die Extreme sind durch zahlreiche Zwischenformen verbunden. Allerdings aber überwiegen die Extreme.

Die hellgrüne Form Rösel's ist mir nicht vorgekommen, auch die dunkelgrüne fehlte unter diesen 25 Individuen, ich kenne sie nur aus einzelnen früheren Funden. Dagegen kamen alle Abstufungen der Färbung zwischen pechschwarz und hell lehmgelb, ja fast weisslichgelb vor: braunschwarz, schön kastanienbraun, gelbbraun, dunkel lehmgelb. auch braunroth. Unter 21 Exemplaren, deren Färbung notirt wurde, befanden sich 9 schwarze, 9 lehmgelbe und 3 braune, jede der drei Gruppen aber zeigte wieder verschiedene Farbenabstufungen.

Auch die übrigen Färbungen schwanken etwas. So sind die Spiegelflecke theils weiss, theils sattgelb, theils auch enthalten sie noch einen röthlichen Kern.

*) Die Pflanzen und Raupen Deutschlands. Berlin 1860. S. 83.

Besonderes Interesse bietet das Schwanken der Chagrinirung, insofern diese in auffallendem Zusammenhang zu stehen scheint mit der Gesammt-Färbung der Raupe. Selten nur zeigen schwarze Raupen so spärliche Chagrinirung, wie die in Fig. 46 abgebildete, meist sind sie bis gegen die Rückenlinie hinauf dicht besetzt mit grossen Chagrinkörnchen (Fig. 47) und ähneln dann auffallend der erwachsenen Raupe von D. Euphorbiae. Die hell ockergelben Individuen entbehren dagegen zum Theil die Chagrinfleckchen gänzlich (Fig. 48), sie sind glatt und ähneln dann nicht wenig der ebenfalls hell lehmgelben oder gelblichröthlichen Raupe von D. Nicaea (Fig. 51). Niemals aber habe ich eine Raupe von Galii gesehen, welche im letzten Stadium noch Spuren der Subdorsale gezeigt, niemals auch eine, welche eine zweite Reihe von Spiegelflecken besessen hätte. Ein Zurückschlagen oder ein plötzliches Vorschreiten in der phyletischen Entwicklung scheint also nicht vorzukommen.

Von der ebenfalls noch zur Galii-Gruppe gehörigen Deil. Mauretanica Nordafrika's habe ich weder Exemplare jüngerer Stadien, noch auch Abbildungen auftreiben können. Die ausgewachsene Raupe ist der von Euphorbiae sehr ähnlich, unterscheidet sich aber durch das Fehlen einer zweiten Reihe von Ringflecken. Ich muss sie deshalb als eine auf älterer Stufe phyletischer Entwicklung zurückgebliebene Form ansehen.

Ich wende mich zur Livornica-Gruppe:

6. Deilephila Livornica, Hübn.,

die einzige europäische Art, welche hierher zu rechnen ist, besitzt im ausgewachsenen Zustand ungefähr die Zeichnung, welche für das vierte Stadium von Galii angegeben wurde, d. h. sie besitzt eine Subdorsallinie, in welche Ringflecke eingeschaltet sind. Die Art ist bekanntlich selten, ich habe sie lebend noch nicht erhalten können, dagegen aber mehrere aufgeblasene Exemplare untersucht, die alle darin übereinstimmten, dass die Ringflecke sich scharf abgrenzten von der weisslichen Subdorsallinie, dass also diese von jenen unterbrochen wurde. In den Werken von Hübner, Boisduval und Duponchel finden sich Abbildungen der ausgewachsenen Raupe. Die Grundfarbe derselben ist bei den

meisten Individuen braun, doch bildet Boisduval*) auch ein hellgrünes Exemplar ab, was nach Analogie mit Galii und Vespertilio darauf schliessen lässt, dass die ersten Stadien grün sind. In Dr. Staudinger's Sammlung befindet sich ein junges Individuum, wahrscheinlich dem vierten Stadium angehörig, von hell aschgrauer Grundfarbe. Dorsal- und Subdorsalstreif sind weiss und Letzterer trägt an Stelle der späteren Ringflecke kleine weisse Spiegel mit rothem Kernfleck, genau entsprechend dem in Fig. 49 A abgebildeten Stadium von Vespertilio. Die Spiegel sind Nichts, als Erweiterungen der Subdorsale, die also durch sie noch nicht unterbrochen wird. Der schwarze Hof läuft noch nicht rund um die Spiegel, sondern umrandet dieselben nur unten und oben und zwar ist er nach oben zu viel stärker entwickelt und zieht sich bis an die Rückenlinie.

Die vierte Gruppe bilden die beiden Arten D. Lineata Fabr. und D. Zygophylli, erstere vertritt in Nordamerika unsere Livornica, unterscheidet sich aber von ihr dadurch, dass sie auf dem Stadium 4 von Livornica stehen bleibt.

Mir ist die Art nur aus der Abbildung bekannt, welche Abbot und Smith von der ausgewachsenen Raupe geben, und aus der Stellung und Form der Flecke glaube ich schliessen zu müssen, dass dieselbe — im Gegensatz zu den übrigen vortrefflichen Abbildungen — nicht ganz genau ist.

Die Grundfarbe der Raupe ist grün, der Subdorsalstreif gelb, und gesäumt von schwarzen, schwach gekrümmten Bogenlinien, welche ihn nirgends unterbrechen. D. Lineata von Nordamerika scheint demnach eine ältere Form zu sein, als unsere Livornica.

7. Deilephila Zygophylli.

Diese Art schliesst sich unmittelbar an D. Lineata an, sie lebt im südlichen Russland. Ich habe vier Exemplare der Raupe in Dr. Staudinger's Sammlung gesehen, von welchen drei jedenfalls im letzten Stadium der Ontogenese sich befanden. Die Grundfarbe scheint aschgrau, aschbraun bis schwärzlich zu sein mit weisslicher Körnelung. Ein breiter weisser Subdorsalstreif zieht bis an die Basis des schwarzen Horns und bei dem einen Exemplar scheint

*) Fig. 62 ist eine Copie nach Boisduval.

derselbe auf den ersten Blick noch keine Spur von Fleckenanlagen zu enthalten (Fig. 50). Bei genauerer Untersuchung aber bemerkt man an derselben Stelle, an welcher bei den übrigen Deilephila-Arten die Ringflecke stehen, kleine schwarze Halbbogen über und unter der Subdorsale, bei andern Exemplaren hat sich auch das Weiss der Subdorsale selbst an diesen Stellen zu einem deutlichen Flecken erweitert, ja bei einem Individuum tritt die Subdorsale zurück, während helle weisse Spiegelflecken auf ihr stehen mit obern und untern schwarzen Einfassungsbogen (Fig. 50 A). Die Raupe ist also grade in diesem entscheidenden Charakter sehr variabel und es wäre der Ansicht, dass dieselbe grade jetzt sich im Uebergang zu einem höheren phyletischen Entwicklungsstadium befindet, nur die andere entgegenzustellen, nach welcher die Ringflecke früher stärker entwickelt waren und jetzt in der Rückbildung begriffen sind. Welche von beiden Ansichten die richtige ist, darüber kann nur die Entwicklungsgeschichte entscheiden. Für einen der zahlreichen und eifrigen russischen Naturforscher dürfte die Herbeischaffung des Materials dazu nicht allzu schwierig sein.

8. Deilephila Hippophaes

ist der einzige mir bekannte Repräsentant der fünften und ältesten Gruppe. Bekanntlich ähnelt der Schmetterling dieser Art zum Verwechseln dem von D. Euphorbiae. Um so mehr muss es auffallen, dass die Raupen so vollständig verschieden sind.

Die ausgewachsenen Raupen dieses wenig verbreiteten Schwärmers sind durch verschiedne, mehr oder minder getreue Abbildungen in den Werken von Hübner, Boisduval und Duponchel bekannt. Auch gibt Wilde eine Beschreibung derselben, jedoch wohl nach fremder Quelle. Ich will mich nicht mit der Kritik dieser verschiedenen Angaben aufhalten, sie sind theils richtig, theils ungenau, theils auch gänzlich irrthümlich; für die Fragen, welche hier vor Allem in Betracht kommen, reichen sie nicht aus. Es war nöthig, neue Beobachtungen anzustellen.

Ich habe im Ganzen etwa vierzig Raupen vergleichen können, davon 35 in lebendem Zustande. Alle diese Exemplare besassen ungefähr dieselbe graugrüne Grundfarbe und die meisten schienen genau die einfache Zeichnung zu besitzen, wie sie z. B. in der

Hübner'schen Abbildung dargestellt ist, d. h. einen ziemlich breiten, und an den Rändern etwas verwaschenen grünlichweissen Subdorsalstreifen ohne jede Spur von Flecken auf allen Segmenten mit Ausnahme des elften. Auf diesem aber befand sich ein gelblicher, schwarzgesäumter Spiegelfleck mit einem breiten, verwaschenen, stark orangeroth gefärbten Kernfleck.

Es kommen auch wirklich, und zwar keineswegs selten, Individuen vor, bei welchen in der That keine andern Elemente der Zeichnung vorhanden sind, als die genannten; unter 28 auf diesen Punkt hin verglichenen Individuen befanden sich 9.

Höchst interessant für die Geschichte der Zeichnungsentwicklung der ganzen Gattung muss es aber erscheinen, dass bei vielen andern Individuen dieser Art kleine rothe Flecke auf der Subdorsale sich zeigen, und zwar genau an der Stelle, wo bei andern Arten die Ringflecke stehen (Fig. 60)! Also eine Wiederholung des einzigen vorhandenen ausgebildeten Ringfleckes!

Dabei hat es aber nicht sein Bewenden, sondern bei wieder andern Individuen stehen diese rothen Fleckchen auf einem grösseren gelben Spiegel und bei Einigen (Fig. 59) werden sodann durch Einfassung mit Schwarz förmliche Ringflecke daraus!

Wir haben also hier innerhalb ein und desselben Stadiums einer Art die ganze Entwicklung des Ringflecks aus der Subdorsale.

Noch interessanter wird die Sache dadurch, dass sich nachweisen lässt, aus welchen Elementen die Neubildung hervorgeht, sowie, dass sie von hinten nach vornen vorschreitet, somit also wohl ohne Zweifel als Wiederholung und Uebertragung des schon früher vorhandenen Ringfleckes auf Segment elf zu betrachten ist.

Ich schicke den Nachweis für diesen zweiten Punkt voraus.

Es ist mir kein Exemplar vorgekommen, welches auf allen Segmenten Ringflecke getragen hätte, im höchsten Fall waren die Segmente 10, 9, 8, 7, 6 und 5 mit Flecken versehen. So war es unter den 28 genau verzeichneten Raupen bei dreien der Fall. Auch dann aber fanden sich nicht auf allen diesen Segmenten gleich hoch entwickelte Ringflecke, sondern dieselben

nahmen von hinten nach vornen an Ausbildung ab. Auf Segment 10 steht z. B. bei der in Fig. 59 abgebildeten Raupe ein völlig ausgebildeter Ringfleck, allerdings nur mit schwachem schwarzen Hof, aber doch deutlich eingefasst, auf Segment 9 schon ist diese Einfassung etwas weniger scharf und dunkel, auf Segment 8 und 7 noch weniger, auf Segment 6 ist sie ganz verschwunden, der gelbe Spiegelfleck hat zugleich an Grösse verloren und auf Segment 5 erkennt man nur bei schärferem Zusehen zwei kleine nahe beisammenstehende röthliche Fleckchen, die erste Anlage des Kernflecks*).

Häufiger kommen Individuen vor, bei welchen die Flecke von hinten her nur bis zu Segment 7 reichen und auch da nehmen sie nach vornen zu an Grösse, Ausbildung und Intensität der Farbe ab. So fand ich es bei 5 Exemplaren unter 28.

Viel öfter (bei 11 Exemplaren) beschränken sich die Ringflecke, oder ihre ersten Anfänge auf die beiden Segmente 10 und 9 und auch dann ist ohne Ausnahme der Fleck auf dem neunten Segment viel schwächer entwickelt als auf dem zehnten.

Ein Voranrücken der Ringfleck-Bildung in der Richtung nach vorn ist also ganz unzweifelhaft. Gewöhnlich nimmt die Ausbildung der Flecke nach vornen zu sehr rasch ab, und solche Fälle, wie der in Fig. 60 abgebildete sind seltner, wo man auf allen Segmenten von 10 bis 5 nur die ersten Spuren der Fleckenbildung findet.

Aus welchen vorhandenen Elementen sind nun diese durch Uebertragung entstandenen, also sekundären Ringflecke hervorgegangen? Sie nehmen ihren Anfang nicht mit der Abschnürung eines Stückes der Subdorsale — wie bei den primären Augenflecken der Chaerocampa-Arten — und der Umprägung desselben zu einem Spiegelfleck, sondern mit der Bildung eines Kernfleckes und zwar dadurch, dass zuerst eine, dann zwei der Chagrin-Wärzchen, welche auf der Subdorsale stehen, eine gelbliche oder rothe Färbung annimmt (Fig. 61, Segm. 6 u. 7). Dann erst entsteht die gelbe Färbung des Grundes, auf welchem diese beiden Fleckchen stehen (Fig. 61, Segm. 8) und nun bildet sich auch eine mehr oder weniger markirte schwarze

*) Das Verblassen des Roth von hinten nach vorn zu ist in dem Farbendruck nicht angegeben worden.

Einfassung in Gestalt zweier kleinen Bogen. Erst später verschmelzen diese Bogen und zugleich auch die beiden primären Kernflecken zu einem einzigen, wie denn z. B. in Fig. 61 noch auf Segment 9 ganz deutlich die Zusammensetzung des Ringflecks aus zwei Theilen zu erkennen ist.

Gewiss lässt sich von vornherein nicht bestreiten, dass diese Thatsachen sich auch in umgekehrtem Sinne theoretisch deuten lassen. Wie bei D. Zygophylli so könnte man auch hier versucht sein, die Erscheinung als ein allmäliges, von vorn nach hinten vorrückendes Schwinden früher vorhanden gewesener Ringflecke aufzufassen. Die Berechtigung einer solchen Deutung wird indessen durch die Ontogenese widerlegt.

Zwar ist es mir nicht geglückt, Eier von Hippophaes zu erhalten und die jüngeren Stadien der Raupe sind mir deshalb unbekannt, allein unter meinen Raupen befanden sich zwei aus dem vierten Entwicklungsstadium und diese zeigten nicht etwa auf allen Segmenten Ringflecke, wie man es nach dieser Auffassung erwarten müsste, sondern sie entbehrten jede Spur von Flecken auf allen Segmenten mit Ausnahme des elften, auf diesem aber befand sich ein minder ausgebildeter Fleck, als er im letzten Stadium gefunden wird.

In diesem Stadium vier ist die Raupe von Hippophaes heller und blasser grün (Fig. 58), die Subdorsale gelblich und mit scharfer Begrenzung, die Infrastigmale wie später rein weiss. Die Chagrinirung ist bereits vorhanden, aber keines der Chagrinfleckchen ist roth oder röthlich, auf der Subdorsale ist keine Spur einer Ringfleckbildung zu entdecken mit einziger Ausnahme des elften Segmentes. Dort verbreitet sich die Subdorsale etwas und auf ihr erkennt man einen länglichen, verwaschenen rosenrothen Fleck (Fig. 58 A). Der schwarze Hof, der im fünften Stadium vorhanden ist, fehlt noch und der Fleck grenzt sich nach vorn noch nicht so scharf gegen die Subdorsale ab, wie später.

Nach den mitgetheilten Beobachtungen darf man wohl erwarten, bei dem dritten Stadium von Hippophaes die Subdorsale auch auf dem elften Segment frei von jedem Flecken zu finden, in Stadium 2 aber möchte vielleicht sogar die Subdorsale selbst noch nicht vorhanden sein.

Zusammenfassung der Thatsachen über die Gattung Deilephila und Schlüsse daraus.

Fasst man allein die Zeichnung der ausgebildeten Deilephila-Arten ins Auge, so repräsentiren dieselben in ihren fünf Gruppen fünf phyletische Entwicklungsstadien der Gattung; zieht man aber die Entwicklungsgeschichte zu Hülfe, so kommen noch zwei weitere Stadien hinzu, dasjenige nämlich, in welchem die Raupe überhaupt noch keine eigentliche Zeichnung besitzt, wie wir es auf der ersten Entwicklungsstufe von D. Euphorbiae und Dahlii erhalten finden und ein zweites Stadium mit Subdorsale ohne jede Ringfleckbildung.

Es müssen also sieben Stufen phyletischer Entwicklung unterschieden werden.

Stadium 1. Gänzliche Abwesenheit der Zeichnung findet sich bei keiner Art im erwachsenen Zustand mehr vor.

Stadium 2. Eine Subdorsallinie zieht vom Schwanzhorn bis zum ersten Segment, begleitet von einem Stigmastreifen. Auch dieses Stadium bildet nirgends mehr das Endstadium der Ontogenese, wird aber ohne Zweifel im zweiten Stadium mehrerer Arten erhalten sein (D. Vespertilio, Livornica, Lineata, vielleicht auch Galii.)

Stadium 3. Die Subdorsallinie trägt auf dem vorletzten Segment einen Ringfleck; im Uebrigen wie das vorige Stadium. Hierher gehört nur D. Hippophaes, welche aber in einer Minderzahl der Individuen schon den Uebergang zu dem folgenden Stadium aufweist, indem sekundäre Ringflecken von hinten nach vorn vorrückend auf den übrigen Segmenten auftreten.

Stadium 4. Auf der Subdorsale stehen offne Ringflecke und zwar auf allen Segmenten von elf bis eins. D. Zygophylli gehört hierher, sowie D. Lineata aus Nordamerika.

Stadium 5. Auf der Subdorsale stehen geschlossene Ringflecke. Von den bekannten Arten schliesst allein D. Livornica seine Entwicklung mit dieser phyletischen Stufe ab.

Stadium 6. An Stelle der geschwundenen Subdorsale steht eine einfache Reihe von Ringflecken. D.

Galii, Vespertilio und Mauretanica repräsentiren dieses Stadium am Schlusse ihrer Ontogenese.

Stadium 7. Eine doppelte Reihe von Ringflecken. Nur D. Dahlii, Euphorbiae und Nicaea erreichen diese höchste Stufe der Deilephila-Zeichnung, Dahlii und Euphorbiae im vierten Stadium der Ontogenese, Nicaea aber schon im dritten.

So lückenhaft auch noch unsere Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der einzelnen Arten ist, so lässt sie doch soviel mit Sicherheit erschliessen, dass die Entwicklung der Zeichnung eine durchaus gesetzmässige ist, dass sie bei allen Arten in derselben Weise vor sich geht. Alle Arten scheinen auf dasselbe Ziel loszusteuern und es macht deshalb ganz den Eindruck, als ob ein inneres Entwicklungsgesetz es wäre, welches als treibende Kraft die phyletische Weiterbildung der Arten veranlasse.

Es muss einem späteren Abschnitt überlassen bleiben, die Berechtigung dieses Eindruckes genauer zu prüfen. Hier, wo es sich wesentlich nur um die Feststellung der Thatsachen handelt, ist zunächst zu constatiren, dass nirgends eine rückschreitende Bewegung beobachtet wurde. Niemals zeigten die jüngern Entwicklungsstadien einer Art die Zeichnungsform einer späteren phyletischen Stufe als die älteren, die Entwicklung der Zeichnung nimmt bei allen denselben Weg und gelangt nur bei der einen Art weiter vorwärts auf demselben als bei der andern.

So sind Nicaea, Euphorbiae bis zum siebenten phyletischen Stadium vorgeschritten, Zygophylli und Hippophaes nur bis zum dritten, Zygophylli in einzelnen Individuen bis zum vierten. Mit welchem phyletischen Stadium aber auch die Ontogenese einer Art abschliessen mag, immer zeigen die jüngeren Raupenstufen die älteren phyletischen Stadien auf.

So erreicht D. Galii im letzten Stadium der Ontogenese die sechste phyletische Stufe; dem entsprechend finden wir im vorletzten Stadium die fünfte, im drittletzten die vierte phyletische Stufe repräsentirt und es gehört wenig Combinationsgeist dazu, um vorauszusagen, dass im zweiten Stadium die dritte oder zweite phyletische Stufe vorhanden sein wird.

Stellt man die Entwicklung der verschiednen Arten zusammen und bezeichnet die Stadien der Ontogenese mit arabischen, die

Stufen der Phylogenese aber, welche in jedem Stadium erreicht werden, mit römischen Ziffern, so erhält man folgende Tabelle, welche nicht nur eine brauchbare Uebersicht der Entwicklungsreihen gibt, sondern zugleich auch zeigt, wie viele Lücken noch auszufüllen sind, um zu einer vollständigen Kenntniss selbst dieser kleinen Artengruppe zu gelangen.

Entwicklungstabelle der Deilephila-Arten.

Deilephila.	Ontog. Stad. 1.	Ontog. Stad. 2.	Ontog. Stad. 3.	Ontog. Stad. 4.	Ontog. Stad. 5.
1) Hippophaes	?	?	?	III.	III-IV.
2) Zygophylli	?	?	?	?	III-IV.
3) Lineata	?	?	?	?	IV.
4) Livornica	?	?	?	IV.	V.
5) Galii	?	?	IV.	V.	VI.
6) Vespertilio	?	II. (?)	IV.	V.	VI.
7) Mauretanica	?	?	?	?	VI.
8) Dahlii	I.	?	VI.	VII.	VII.
9) Euphorbiae	I.	V.	VI.	VII.	VII.
10) Nicaea	?	?	VII.	VII.	VII.

Aus dieser sehr unvollständigen Tabelle sieht man, dass zwar in einzelnen Fällen die Stadien eine continuirliche Reihe phyletischer Stufen darstellen können, so bei D. Galii, dass aber in andern auch Stufen übersprungen werden, so bei D. Euphorbiae, bei welcher auf die Stufe I. im Stadium 1 sogleich die Stufe V. im Stadium 2 folgt. Genau genommen ist der Sprung noch grösser, denn die Stufe V. wird doch nur andeutungsweise erreicht, die Subdorsale ist nicht als scharf begrenzte Linie, sondern nur als ein verwaschener Streif, ein sog. Lichtstreif, vorhanden.

Das Ausfallen phyletischer Stufen nimmt zu mit dem Vorwärtsschreiten der phyletischen Entwicklung. Eine je höhere Stufe die Art schliesslich erklimmt, um so mehr werden die Anfangsstufen zusammengezogen oder auch ganz ausgestossen.

Aus dem, was bis jetzt von der Entwicklung von Hippophaes vorliegt, lässt sich die eine, wie mir scheint, sehr wichtige Folgerung ziehen, dass die Ringflecke der Deilephila-Arten zu-

erst auf dem Schwanzhornsegment entstanden sind und erst sekundär und allmälig auf die davor liegenden Segmente übertragen wurden. Vollkommene Sicherheit würde dieser Satz wohl durch die Kenntniss der Jugendformen anderer, phyletisch zurückgebliebener Arten erhalten, besonders derjenigen der amerikanischen D. Lineata, vielleicht auch von Zygophylli und Livornica. Schon die wenigen, oben mitgetheilten Beobachtungen über die Entwicklung von D. Galii können ihm zur Stütze dienen, da das Fehlen der Ringflecke bei der jungen Raupe auf den drei vordern Segmenten (im einen Fall) oder doch die geringe Ausbildung derselben an dieser Stelle (zweiter Fall) ebenfalls auf ein Vorwärtsrücken der Flecke in der Richtung von hinten nach vorn deuten.

Darf er als richtig angenommen werden, so ergibt sich daraus ein fundamentaler Unterschied in der Entwicklung der Zeichnung bei den Gattungen Chaerocampa und Deilephila. Bei Chaerocampa geht zwar auch die Bildung der Augenflecke von einer Subdorsale aus, allein sie bilden sich zuerst auf zweien der vorderen Segmente und werden sodann erst auch auf die dahinter liegenden übertragen, bei Deilephila bildet sich ein einziger Ringfleck auf dem vorletzten, dem Schwanzhornsegment und wird sekundär auf die davor liegenden Segmente übertragen.

Auch was die Entstehung des ersten Ringfleckes angeht, findet sich ein Unterschied von Chaerocampa, insofern bei dieser der erste Schritt zur Augenbildung die Abschnürung eines gekrümmten Stückes der Subdorsale ist, während bei Deilephila zuerst der Kernfleck zu entstehen scheint, jedenfalls die Abgrenzung des Spiegelflecks von der Subdorsale erst sekundär geschieht. Doch ist es misslich hier weiter gehende Schlüsse zu ziehen, da wir das erste Auftreten des ersten Ringfleckes noch nicht beobachtet haben, aus dem Modus aber, wie die sekundären Ringflecke sich bilden, kein ganz sicherer Schluss auf die Bildungsgeschichte des primären Ringfleckes gezogen werden kann. Daraus, dass bei Hippophaes die Bildung der sekundären Ringflecke mit der Rothfärbung eines oder zweier Chagrinfleckchen beginnt, darf nicht gefolgert werden, dass auch der

primäre Ringfleck des elften Segmentes auf diese Weise begonnen habe, und dies ist nicht ohne Bedeutung, sobald es sich um das Aufsuchen der Ursachen handelt, welche der Ringfleckbildung zu Grunde liegen. Auch bei Chaerocampa scheint die Bildung der primären und sekundären Augenflecke verschieden zu sein, bei letzteren entsteht zuerst der schwarze Hof, bei ersteren der Spiegelfleck. Allerdings bleiben die sekundären Augenflecke hier rudimentär und dadurch wird wiederum die Beweiskraft dieses Schlusses abgeschwächt, immerhin aber muss angenommen werden, dass wir uns hier noch auf zu unsicherem Boden bewegen, als dass weitere Schlüsse auf ihn gebaut werden dürften.

Als Endergebniss der Untersuchung kann man den Satz hinstellen, dass die heute lebenden Arten der Gattung Deilephila fünf verschiedene phyletische Stadien erreicht haben und dass in dem so verschiedenen phyletischen Alter derselben der Grund ihrer so sehr verschiedenen äussern Erscheinung liegt, der sonst bei Raupen so überaus ähnlicher Schmetterlinge sich kaum verstehen liesse.

Fast könnte es überflüssig scheinen, noch weitere Belege für die Richtigkeit dieser Deutung der Thatsachen beizubringen. Allein auf einem Gebiete, wo die Quelle der Thatsachen noch so spärlich fliesst, darf kein Argument als überflüssig bei Seite gelegt werden, welches sich aus ihnen ableiten lässt.

Es kann aber mittelst der gelegentlich vorkommenden Abweichungen (Variationen) der Raupen gewissermassen die Probe auf die Richtigkeit der vorgetragenen theoretischen Deutung gemacht werden.

Wenn uns in der Ontogenese dieser Arten wirklich eine Reihe phyletischer Entwicklungsstufen vorliegt, so dürfen wir annehmen, dass gelegentlich Rückschlag vorkommt, dass also eine erwachsene Raupe die Charaktere einer jüngern zeigt und zwar müssten Rückschlagformen auf eine frühere phyletische Stufe in dem Masse seltner vorkommen, als diese Stufe in der Ontogenese weiter zurückgerückt ist. So müssten z. B. Andeutungen der Subdorsallinie bei erwachsenen Raupen von Euphorbiae nur sehr selten vorkommen, und noch seltner bei Nicaea, während man sie häufiger erwarten müsste bei Vespertilio, auch schon bei Dahlii. Bei Dahlii ist die Subdorsale noch im dritten Stadium völlig ent-

wickelt vorhanden, ebenso bei Vespertilio, während sie bei Euphorbiae nur im zweiten Stadium und auch da nur als Andeutung erhalten ist.

In der That verhält sich nun die Sache so. Unter mehreren Hundert erwachsenen Raupen von Dahlii, welche Herr Dr. Staudinger in Sardinien sammelte, befanden sich einige, welche zwar nicht eine deutliche Subdorsallinie, wohl aber an Stelle derselben einen schwachen Lichtstreif als letzte Andeutung desselben besassen. Eine der Raupen der Staudinger'schen Sammlung besitzt sogar eine deutliche Längslinie zwischen den geschlossenen Augenflecken. Bei Vespertilio kommt das Auftreten der Längslinie im letzten Stadium noch häufiger vor, während es bei Euphorbiae äusserst selten ist und auch dann nur als schwache Andeutung erscheint. So bei einem als »Aberration« bezeichneten Exemplar des Hübner'schen Werkes und bei einem der Staudinger'schen Sammlung.

Von Nicaea habe ich höchstens acht Exemplare gesehen, keines von ihnen besass eine Andeutung der längst geschwundenen Subdorsalstreifen.

Es muss aber auch erwartet werden, dass irgend ein Stadium am leichtesten auf die phyletische Stufe des vorhergehenden Stadiums zurückschlägt, dass somit am häufigsten solche Charaktere durch Rückschlag entstehen, welche im vorhergehenden Stadium noch vorhanden waren.

Auch dieses Postulat der Theorie findet in den Thatsachen seine Bestätigung. Raupen, welche ausgewachsen dem siebenten phyletischen Stadium angehören, wie z. B. D. Euphorbiae, zeigen nicht ganz selten Variationen die dem sechsten Stadium entsprechen, d. h. statt zwei Reihen von Ringflecken deren nur eine und zwar nur die obere, züerst auftretende. Dagegen kommen Rückschlagsformen auf das fünfte phyletische Stadium (Ringflecken mit verbindendem Subdorsalstreif) nur äusserst selten vor.

Mir sind solche bei ausgewachsenen lebenden Raupen von D. Euphorbiae niemals vorgekommen, wohl aber in einem Fall bei einer Raupe im vorletzten (vierten) Stadium der Ontogenese, wo aber der auffallenderweise dunkle, bräunliche Subdor-

salstreif, der die sonst vollkommen entwickelten Ringflecken verband, im fünften Stadium der Ontogenese spurlos verschwand.

Solche Raupen aber, welche im erwachsenen Zustand der sechsten phyletischen Stufe angehören, zeigen nicht selten mehr oder weniger entwickelt die Charaktere der fünften Stufe; so z. B. D. Vespertilio.

III. Die Gattung Smerinthus.

Die Smerinthus-Raupen sehen sich sehr ähnlich und besitzen alle eine sehr einfache Zeichnung. Dies schliesst schon das Vorkommen zahlreicher Entwicklungsstufen dieser Zeichnung aus, so dass in dieser Richtung das Studium der Ontogenese geringere Aufschlüsse über die phyletische Entwicklung der Gattung in Aussicht stellt, als bei den vorhergehenden Gattungen. Dennoch trägt auch hier dasselbe nicht uninteressante Früchte und für die Erforschung der Ursachen, welche die Raupenzeichnungen hervorrufen, sind die hier erhaltenen Thatsachen sogar werthvoller.

Ich beginne auch hier mit der Darstellung der Entwicklungsgeschichte. Befruchtete Eier zu erhalten gelingt bei allen mir bekannten Smerinthus-Arten sehr leicht. Begattete Weibchen legen auch in Gefangenschaft Eier in Menge ab und auch gezogene Weibchen kann man bei den häufigeren Arten leicht dadurch zur Begattung bringen, dass man sie an passendem Orte ins Freie setzt, an einer Nadel befestigt. Ein Männchen stellt sich dann bald ein und die Begattung erfolgt so regelrecht, wie bei einem nicht fixirten Thier.

1. Smerinthus Tiliae.

Die hellgrünen Eier sind nahezu kuglig. Sie entlassen nach 14 Tagen (Anfang Juli) die hellgrünen Räupchen, welche sich durch ihr enorm langes Schwanzhorn (fast von halber Körperlänge!) auszeichnen. Auch dieses ist zuerst hellgrün, wird aber schon nach einer Stunde dunkelviolet. Spuren irgend einer Zeichnung lassen sich in diesem Stadium nicht erkennen.

Sobald die Räupchen ausgeschlüpft sind, fangen sie an, die

leere Eischale zu benagen, dann aber rennen sie mit grosser Lebhaftigkeit umher, um erst nach mehreren Stunden ihren für lange Zeit bleibenden Aufenthalt auf der Unterseite der Lindenblätter, und zwar auf deren grösseren Blattrippen zu nehmen. Da sie mit diesen gleiche Farbe und Form besitzen, so sind sie dann sehr schwer zu entdecken, was durchaus nicht der Fall wäre, wenn sie in querer oder schräger Richtung zu den Rippen dem Blatte aufsässen. Etwa nach vier bis fünf Tagen treten die Räupchen in das zweite Stadium ein nach bestandener erster Häutung. Sie bekommen nun jederseits sieben weissliche nach oben etwas dunkler grün grundirte Schrägstreifen, welche an den Seiten der Segmente 11—4 in der Richtung des Schwanzhorns verlaufen (V. 24). Eine dunkler grüne Rückenlinie kommt durch die Lage des Rückengefässes und das Fehlen des Fettkörpers an dieser Stelle zu Stande, indem so das grüne Blut und der grüne Darm stärker durch die Haut schimmert. Ausserdem aber besitzen die Räupchen einen weisslichen, feinen Subdorsalstreifen, der vom Horn bis nach dem Kopf hinzieht. Das Horn wird schwarz, an der Wurzel gelbroth.

Im dritten Stadium, welches nach 6—7 Tagen eintritt, treten die Schrägstreifen stärker hervor, während der Subdorsalstreif wieder verschwindet.

Stadium IV.

Nach abermals 4—5 Tagen erfolgt die dritte Häutung und nun beginnt ein Dimorphismus, der vielleicht besser als Variabilität bezeichnet wird, da die beiden extremen Formen durch Uebergänge verknüpft erscheinen. Die Mehrzahl der Raupen zeigt wie bisher rein weisse Schräglinien, viele aber besitzen an der Vorderseite des Streifens einen blutrothen Flecken, der grösser oder kleiner, stärker oder schwächer gefärbt sein kann in allen Uebergängen bis zur blossen Andeutung herab. Diese Flecken beanspruchen ein ganz besonderes Interesse, denn sie sind nichts Anderes, als die ersten Anfänge der bei so vielen Sphingiden-Raupen vorkommenden Farbensäume der Schrägstriche.

Im Stadium V., dem letzten der Raupenentwicklung, bilden sich die rothen Flecke noch weit stärker aus. Unter einigen achtzig

Raupen von einer Brut war etwa ein Viertel ohne alles Roth, die Uebrigen aber mit mehr oder minder lebhaften, manchmal grossen und unregelmässig gestalteten blutrothen Flecken geschmückt. Bei Einzelnen hatte sich der Flecken strichartig in die Länge gezogen*) und stellte nun schon einen farbigen Saum des weissen Schrägstriches vor, ähnlich demjenigen, wie ihn die Raupen von Sphinx Ligustri besitzen. So findet er sich auch auf vielen Abbildungen dargestellt, nur gewöhnlich gar zu regelmässig, denn in Wirklichkeit bleibt der farbige Strich nach oben zu immer etwas rauh und unregelmässig begrenzt, nie schon so glatt und scharfrandig wie etwa bei Sphinx Ligustri. Er ist hier offenbar ein noch nicht völlig fertiger, sondern noch in der Bildung begriffener Charakter.

2. Smerinthus Populi.

Aus den kugelähnlichen grünen Eiern schlüpfen 6,5 Millim. lange Räupchen noch ohne jede Zeichnung aus. Sie sind hellweisslich grün, der grosse Kopf und das lange Schwanzhorn von derselben Farbe. Der Hinterrand der Segmente erscheint als eine hellere, glänzende Ringlinie (Taf. IV. Fig. 55).

Schon am folgenden Tag, und zwar ohne dass eine Häutung vorhergegangen wäre, tritt die charakteristische Zeichnung der Gattung auf: sieben weisse Schrägstreifen, welche nahe der Mittellinie des Rückens beginnen und in der Richtung des Horns an den Seiten herablaufen. Auf den drei vordersten Segmenten sind sie nur durch drei kleine weisse Flecken vertreten (Fig. 56). Zugleich besitzt die Raupe aber ein Zeichnungselement, welches den erwachsenen Raupen der Gattung nur noch in Andeutungen erhalten bleibt, nämlich eine sehr wohl entwickelte, rein weisse Subdorsallinie. Dieselbe wird von den sechs vordern Schrägstreifen gekreuzt und läuft zusammen mit dem siebenten auf dem Schwanzhorn aus.

Lange Zeit glaubte ich, dass die beschriebene Zeichnung erst dem zweiten Stadium zukäme, da ich von der allgemein angenommenen Idee beherrscht wurde, dass Veränderungen in Form und Färbung bei Insekten nur zur Zeit der Häutung eintreten könnten. Ich glaubte die Häutung übersehen zu haben und erst genaue Beobachtung einzelner Individuen benahm mir diesen Irrthum.

*) So bildet auch Rösel (a. a. O.) diese Raupe ab.

Stadium II.

Die erste Häutung erfolgt nach 5 Tagen bei einer Länge der Raupe von 1,4 Cent. Sie führt nur unbedeutende Veränderungen der Zeichnung mit sich. Der Subdorsalstreif verliert sehr an Dicke und Deutlichkeit und der erste und letzte Schrägstrich werden erheblich breiter, als die dazwischen liegenden (Fig. 57). Auch die grüne Grundfarbe nimmt einen gelberen Ton an und ebenso die Streifen.

Dagegen treten Veränderungen der Form ein. Der früher rundliche Kopf bekommt die charakteristische dreieckige, nach oben spitze Smerinthusform und zugleich zwei weisse, nach oben in spitzem Winkel zusammenstossende Linien. Zur selben Zeit bilden sich auch die Chagrinkörnchen der Haut und die rauhe rothe Stelle auf der Wurzel des Horns.

Ueberhaupt scheint jetzt eine Neigung zu Ablagerung von Roth vorhanden zu sein, da auch die Thoracalfüsse sich röthlich färben.

Stadium III.

Nach 6—8 Tagen erfolgt die zweite Häutung. Die Zeichnung verändert sich nur insofern, als die Subdorsale noch undeutlicher wird. Sie lässt sich jetzt nur noch bei wenigen Individuen auf den drei vordersten Segmenten deutlich erkennen, bei den meisten aber fehlt sie vollständig.

Zuweilen treten schon jetzt rostrothe Flecke über den Schrägstrichen auf, ein Charakter, der erst im fünften Stadium häufig vorkommt. Bei der einzigen, aus etwa 90 Individuen bestehenden Zucht, bei welcher ich die ganze Entwicklung verfolgt habe, besass nur *ein* Individuum solche Flecke und dieses zeigte dieselben *nur auf dem sechsten Segment*, aber auf beiden Seiten desselben.

Stadium IV.

Die dritte Häutung erfolgt nach abermals sechs Tagen, ohne dass eine Veränderung der Zeichnung damit verbunden wäre.

Auch in diesem Stadium beobachtete ich bei *einer* und zwar bei einer *andern*, als der eben erwähnten Raupe die rostrothen Flecken und *wieder nur auf dem sechsten Segment.*

Wegen der theoretischen Schlüsse, die man aus dieser Lokalisirung der Flecke — falls sie nämlich allgemein zutrifft — ziehen könnte, wäre es von Wichtigkeit, bei verschiednen Bruten Beobachtungen über das erste Auftreten, die Häufigkeit und die lokale Beschränkung der Flecke anzustellen. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass sich mindestens in Bezug auf Häufigkeit und Zeitpunkt des Auftretens grosse Verschiedenheiten ergeben werden, da im letzten Stadium grade dieser Charakter eine grosse Variabilität zeigt. Um so auffallender wäre es aber, wenn es sich herausstellte, dass das früheste Erscheinen der Flecke sich stets auf ein bestimmtes Segment beschränkt. Die Analogie mit dem ersten Auftreten der Augenflecke bei Chaerocampa, sowie der Ringflecke bei Deilephila läge nahe.

Stadium V.

Die erwachsene Raupe zeigt keine irgend erheblichen Unterschiede der Zeichnung von den vorhergehenden Stadien. Die Schrägstreifen 1 und 7 dominiren jetzt nicht mehr, da die dazwischen liegenden wieder an Stärke zugenommen haben. Vielen Individuen fehlen rothe Flecken ganz, andere besitzen solche, aber nur klein und wenig lebhaft, noch andere zeigen zwei Flecken übereinander von lebhaft rostrother Farbe die auch zusammenfliessen können und dann eine bedeutende Grösse erreichen. Niemals aber habe ich sie weder im Leben noch in Präparaten oder Abbildungen zu einem regelmässigen linienförmigen Saum des weissen Schrägstreifens werden sehen, wie dies bei Tiliae in seltenen Fällen vorkommt.

3. Smerinthus Ocellata.

Die grünen Eier ähneln sehr denen von Populi, ebenso die eben ausgeschlüpften Räupchen, welche wie dort der Zeichnung vollständig entbehren. Wie dort bildet sich dieselbe aber schon im Laufe des ersten Stadiums und ist schon vor der ersten Häutung ganz deutlich sichtbar. Das lange Schwanzhorn ist roth gefärbt.

Die 1 Cent. langen Räupchen häuten sich nach 2—3 Tagen und damit treten die sieben schön weissen Schrägstreifen noch stärker hervor, sowie die feine weisse, nur vorn etwas breitere Subdorsallinie. Von Populi unterscheiden

sie sich dadurch, dass die Schrägstreifen in der Mittellinie des Rückens zusammenstossen.

Die nach abermals 3 Tagen eintretende zweite Häutung bringt keine erhebliche Aenderung, die feine Subdorsallinie tritt nur noch etwas mehr zurück.

Auch die dritte Häutung bringt nichts wesentlich Neues. Sie erfolgt nach weiteren 4 Tagen. Die Schrägstreifen bleiben wie vorher, aber sie erhalten jetzt nach oben eine von der grünen Grundfarbe dunkler sich abhebende Grundirung, während die Subdorsallinie verschwindet und nur auf den 3 oder 4 vordern Segmenten deutlich bleibt.

Die vierte Häutung erfolgt sieben Tage später und veränderte bei den von mir aufgezogenen Raupen die Zeichnung gar nicht. Nur kleine Färbungsunterschiede an Kopf und Horn machen sich bemerklich, beide werden bläulich. Es gibt indessen, wenn auch selten, einzelne Individuen, welche in diesem letzten Stadium rothe Flecken in der Umgebung der Schrägstreifen zeigen, ganz in derselben Weise wie bei Populi, nur dass sie bei Populi häufiger vorkommen. Ich selbst habe nur einmal eine ausgewachsene Raupe von Ocellata gefunden, welche rostbraune Flecken über und unter den Schrägstreifen besass, genau so, wie Rösel*) eine dieser Art abgebildet hat.

Auch in diesem Stadium bleibt indessen fast immer ein mehr oder weniger deutlicher Rest der Subdorsale auf den drei bis sechs vordersten Segmenten bestehen, als eine weissliche Linie, welche vom Kopf aus grade nach hinten zieht und die vordersten Schrägstriche schneidet (Fig. 70).

Resultate der Entwicklungsgeschichte von Smerinthus Tiliae, Populi und Ocellata.

Aus dem dürftigen Material dieser drei, offenbar nahe verwandten Arten lässt sich doch immerhin soviel abnehmen, dass in Bezug auf Zeichnung drei Entwicklungsstufen zu unterscheiden sind: 1) einfache (grüne) Färbung ohne Zeichnung, 2) Subdorsalstreifen mit sieben ihn kreuzenden Paaren von Schrägstreifen und 3) mehr oder weniger

*) Insekten-Belustigungen. Suppl. Tab. 38, Fig. 4.

vollständiges Fehlen des Subdorsalstreifen, während die Schrägstreifen bleiben und die Neigung zeigen, rothe Fleckensäume zu bilden.

Welche der drei Arten die älteste ist, wage ich nicht zu entscheiden. Wenn man nach der Häufigkeit der rothen Flecken schliessen darf, so würde Tiliae die jüngste, d. h. weitest vorgeschrittene Art sein. Allein damit stimmt nicht, dass bei ihr die Schrägstreifen etwas später erscheinen. Doch sind gewiss beide Unterschiede zu geringfügig, um darauf sichere Schlüsse bauen zu können.

Der Vergleich mit den erwachsenen Raupen anderer Smerinthusarten bringt keine erheblichen weiteren Aufschlüsse.

Von der Gattung Smerinthus Ochs. werden bei Gray*) 30 Arten aufgeführt, von denen meines Wissens die Raupen nur bei 8 bekannt sind (5 europäische und 3 nordamerikanische). Bei keiner von diesen zeigt das letzte Stadium neben den Schrägstreifen auch noch den Subdorsalstreif in ganzer Länge. Keine auch zeigt umgekehrt eine weiter vorgeschrittene Entwicklungsstufe etwa so, dass die rothen Flecke constant zu linearen Farbensäumen geworden wären. Wir müssen also annehmen, dass sie alle so ziemlich die gleiche Stufe phyletischer Entwicklung erreicht haben.

Erst wenn man sich zu der in ihrer systematischen Stellung zweifelhaften Gattung Calymnia Boisduval wendet, welche bei Gray nur durch eine von Westwood zur Gattung Smerinthus gezogene**) Art vertreten ist, findet man eine ältere Entwicklungsstufe der Gattung repräsentirt. Die erwachsene Raupe von C. Panopus aus Ostindien besitzt nämlich neben den Schrägstreifen auch noch einen vollständig ausgebildeten Subdorsalstreif***), sie entspricht also dem ersten Lebensstadium von Smerinthus Populi. Möglicherweise enthält sie in ihrer Ontogenese ein Stadium, dem die Schrägstreife noch fehlen, während die Subdorsale bereits vorhanden ist. Aus dem frühen Verschwinden der Subdorsale bei den Smerinthus-Arten darf geschlossen werden, dass sie auch früh in der Phyloge-

*) Catalogue of Lepidopt. British Museum.

**) Cabinet Orient. Ent. p. 13, pl. 6. fig. 2.

***) Catalogue of the Lepidopt. Insects of the East-India Company by Horsfield & Moore. Taf. VIII. Fig. 6.

nese aufgetreten ist, während die Schrägstriche eine sekundäre Zeichnungsform darstellen, wie später noch näher begründet werden soll.

IV. Die Gattung Macroglossa.

Die ausgewachsene Raupe ist von fünf Arten bekannt, zu welcher ich noch eine sechste hinzufügen kann. Die Gattung enthält bei Gray 26 Arten. Jüngere Entwicklungsstände der Raupen finde ich nirgends weder abgebildet, noch beschrieben, doch habe ich selbst die Ontogenese einer Art vollständig beobachtet.

Es gelang mir ein im Freien gefangenes Weibchen von M. Stellatarum zur Eierablage zu bewegen und zwar dadurch, dass ich dasselbe in einem geräumigen, im Freien aufgestellten Zwinger fliegen liess. Es schwärmte dort an den Blumen und legte seine kleinen, grasgrünen, kugligen Eier halb im Fluge einzeln an die Blätter, Blüthenknospen und Blüthenstiele von Galium Mollugo ab, im Ganzen 130 Eier im Laufe von drei Tagen*).

Stadium I.

Nach etwa acht Tagen schlüpften die nur 2 Mill. langen Räupchen aus. Dieselben sind zuerst gelblich, bald aber grünlich, mit kleinen einzelstehenden Borsten besetzt und kurzem, zuerst grünlichem, dann schwarzem Schwanzhorn, der Kopf ebenfalls grünlichgelb. Sie besitzen keinerlei Zeichnung (Taf. I. Fig. 1).

Stadium II.

Nach vier Tagen erfolgt die erste Häutung und nun bekommen die Räupchen schon die Zeichnung, welche sie im Wesentlichen bis zur Verpuppung beibehalten.

---

*) Die Eiablage geschieht so, dass das Thier im Fluge mit den Beinen die Spitze eines Zweiges packt und nun, fortwährend mit den Flügeln schwirrend, das Abdomen aufwärts gegen ein Blatt krümmt. Im Nu hat es ein Ei auf demselben befestigt. Zwei bis vier Mal wiederholt es nun diese Procedur dicht hintereinander, um dann wieder längere Zeit saugend die Blumen zu umschwärmen. Die Eier gleichen in der Farbe sehr genau dem Grün der jungen Blüthenknospen von Galium.

Ein feiner weisser Subdorsalstreifen, sowie ein ebensolcher Stigmastreifen zeigt sich und zugleich ein dunkelgrüner Rückenstreif, der indessen, wie gewöhnlich nicht von Pigmentablagerung in der Haut herrührt, sondern von der an dieser Stelle gelegenen Spalte zwischen den Fettkörperlappen (Fig. 2).

Die Farbe ist jetzt bei allen Individuen ein schmutziges Grün, die Haut fein chagrinirt.

Stadium III.

Die nach abermals vier Tagen eintretende zweite Häutung bringt keine Veränderung der Zeichnung. Nur die Färbung wird etwas dunkler. Länge 12 Millim.

Stadium IV.

Auch die dritte Häutung (nach weiteren vier Tagen) bringt nur eine Veränderung der Färbung und zwar in der Weise, dass die Raupen dimorph werden. Zugleich entsteht aber auch jene eigenthümliche Rauhigkeit der Haut, die oben bei den Deilephila-Arten schon als Chagrinirung bezeichnet wurde.

Die Gesammtfärbung ist jetzt theils ein helles Grasgrün, theils ein dunkles Grasgrün; in letzterem Falle ist zugleich die Subdorsallinie nach oben zu dunkelbraun gesäumt und die Stigmen sind ebenfalls dunkelbraun. Länge 17 Millim.

Stadium V.

Vier Tage später, nach der vierten Häutung wird der Dimorphismus zum Polymorphismus. Man kann fünf Hauptformen unterscheiden:

Variation I. hellgrün (Fig. 7); Rückenstreif schwarzgrün, stark markirt, Subdorsalstreif breit, rein weiss, nach oben zu dunkelgrün gesäumt; Stigmastreif chromgelb, Horn schwarz, an der Spitze gelb, an den Seiten blau. Stigmen schwarzbraun, fein gelblich gesäumt, Füsse und Spitzen der Afterfüsse mennigroth.

Variation II. schwarzbraun, Kopf und Prothorax gelbbraun, Zeichnung dieselbe (Fig. 6).

Variation III. schwarzgrün oder grünschwarz (Fig. 10 und 11), Subdorsale nach oben schwarzgrün grundirt, welche Färbung allmälig in hellgelb übergeht, Stigmastreif chromgelb, Kopf und Prothorax grünlichgelb.

Variation IV. hellgrün (Fig. 4 u. 12), Rückenlinie ganz schwach angedeutet, Subdorsale breit, nach oben nur schwach von dunklerem Grün gesäumt, Substigmastreif schwach gelblich, Kopf und Prothorax grün.

Variation V. braunviolett, die schwarze Rückenlinie auf röthlichem, schmälerem oder breiteren Grund (Fig. 8).

Man sieht schon aus diesen fünf Variationen, dass die verschiedenen Formen nicht unvermittelt nebeneinander stehen. In der That sind dieselbe durch zahlreiche Uebergänge verbunden, die grüne Grundfarbe variirt schon sehr, bald ist sie dunkler, bald heller, bald gelblicher, bald bläulicher (vergleiche die Figg. 4, 5, 7 und 12). Die Zeichnung bleibt bei Allen dieselbe, kann aber in sehr verschiedener Stärke markirt sein. Die Dorsallinie ist oft nur ganz schwach angedeutet, wie hingehaucht, die Subdorsale oft wenig grundirt, oft auch tief schwarz nach oben und ziemlich dunkel nach unten begrenzt und dann sind auch die Seiten von dunklerem Grün, oft mit schwärzlichem Anflug über dem gelben Stigmastreif (Fig. 5), manchmal auch diese schwarz grundirt. Nur Horn und Füsse sind bei allen Formen gleich. Die grüne Grundfarbe geht dann durch schwärzlichen Anflug ins Schwarzgrüne, ins Grünschwarze und Braunschwarze über und dieses dann wieder in das Röthlichbraune bis Lila (Fig. 3). Letztere Farbe ist die seltenste.

Nach alle dem könnte die Bezeichnung: Polymorphismus sehr ungeeignet erscheinen, da wir es hier nicht mit scharf getrennten Formen zu thun haben, sondern mit fünf, sehr variabeln Grundfärbungen, welche durch zahlreiche Uebergänge verknüpft sind.

Wenn aber auch die Bezeichnung: Variabilität vorgezogen werden sollte, so deutet mir doch eine Beobachtung darauf hin, dass es hier bereits in gewissem Grade zur Fixirung der einzelnen Färbungen gekommen ist. Ich fand nämlich eine braune Raupe, auf den fünf vordern Segmenten der linken Seite hellgrün, auf dem fünften sogar braun und grün gemischt (Fig. 9). Ein solches Scheckigwerden kann offenbar nur da eintreten, wo Charaktere um die Herrschaft kämpfen, welche nicht mit einander verschmelzen können, etwa so, wie bei den Zwitterbienen die eine Hälfte eines Segmentes männlich die andere weiblich ist, nicht aber beide zu einer männlich-weiblichen Mittelform verschmelzen.

Ich ziehe daraus den Schluss, dass einige der Haupt-Varietäten von Stellatarum sich bereits so weit von einander entfernt haben, dass sie als halbwegs fixirte Formen zu betrachten sind, nicht mehr miteinander verschmelzen, sondern, wenn sie in einem Individuum zusammentreffen, sich unvermittelt nebeneinander entwickeln.

Damit stimmt auch die weitere Thatsache, dass von den 140 erwachsenen Raupen, welche ich aus den Eiern jenes Weibchens erzog, die Uebergangsformen sehr in der Minorität waren. Es befanden sich darunter 49 grüne Raupen, 63 braune und nur 28 sehr verschiedenartige Uebergangsformen.

Aus diesen Gründen bezeichne ich die Erscheinung als Polymorphismus, wenn auch als einen solchen, der seine schärfste Ausprägung noch nicht erreicht hat. Diese wird erst durch Eliminirung der Mittelformen zu Stande kommen.

Unmittelbar vor der Verpuppung nehmen alle Raupen, grüne wie braune eine lila Färbung an. Das fünfte Stadium dauert sieben Tage und die ganze Raupenentwicklung 23 Tage, die Entwicklung vom Ei bis zum Schmetterling nur 31 Tage.

Ich bin auf den Polymorphismus von Stellatarum nicht nur deshalb so genau eingegangen, weil er bisher unbekannt war und weil eine Analyse eines derartigen Falles noch gänzlich mangelte, sondern vor Allem, weil es mir scheint, dass nicht unwichtige Schlüsse daraus gezogen werden können. An und für sich ist übrigens schon eine derartige extreme Vielgestaltigkeit interessant, da sie in diesem Grade meines Wissens noch bei keinem Insect beobachtet worden ist.

Theoretische Verwerthung soll dieser Polymorphismus an einer späteren Stelle finden. Mit einer weiteren Ausbildung der Zeichnung hängt er nicht zusammen und in Bezug auf diese zeigt M. Stellatarum eine sehr niedrige Ausbildung, da sie über die im zweiten Stadium erreichte Stufe nicht hinauskommt.

Sie zeigt uns nur zwei Stufen der Zeichnung: 1) gänzlichen Mangel jeder Zeichnung und 2) den einfachen Subdorsalstreifen, begleitet von einem Rücken- und Stigmastreifen.

Somit müssen wir annehmen, dass die phyletische Entwicklung der Zeichnung seit langer Zeit still gestanden hat, oder — was

dasselbe sagt — dass die Zeichnung, welche hier die ausgewachsene Raupe besitzt, eine sehr alte ist.

Um meine Beobachtungen über M. Stellatarum hier gleich vollständig zu geben, füge ich noch Einiges über die Puppe bei.

Bei der aussergewöhnlichen Variabilität der Raupe schien es von Werth, auch die Farbenschwankungen der Puppe festzustellen. Diese sind nun ungemein gering, der ockergelbe Grund spielt manchmal mehr ins Röthliche, manchmal mehr ins Grünliche und die ziemlich verwickelte Zeichnung schwarzbrauner, gestrichelter Linien besonders auf den Flügelscheiden ist sehr constant, höchstens etwas mehr oder weniger stark ausgesprochen. Die schwachen Färbungsschattirungen der Puppe stehen auch durchaus in keinem Zusammenhang mit der Färbung der Raupe, sowohl grüne als braune Raupen liefern bald mehr röthlich gelbe, bald mehr grünlichgelbe Puppen.

Auch der Vergleich von M. Stellatarum mit den übrigen bekannten Macroglossa-Arten bringt kaum einen Zuwachs unserer Kenntniss der phyletischen Entwicklung. So zeigen die beiden europäischen Arten, deren Raupe bekannt ist, M. Fuciformis und Bombyliformis im Wesentlichen dieselbe Zeichnung, wie Stellatarum, das Hauptelement derselben ist ein wohlausgebildeter Subdorsalstreif.

Auch die ostindische Art M. Gilia Boisd. besitzt ihn als einzige Zeichnung, nur die ebenfalls ostindische Art M. Corythus Boisd.*) zeigt ausser der Subdorsale noch Schrägstriche, welche dieselbe aber nicht kreuzen, sondern erst unterhalb beginnen. Wahrscheinlich sind dieselben später entstanden, als die Subdorsale. Verhält es sich so, dann müssen wir in M. Corythus eine spätere phyletische Stufe erblicken.

Uebrigens sollen auch bei M. Fuciformis und Bombyliformis kleine Schrägstriche (rothe) um die Stigmen vorkommen, nach der Abbildung Duponchel's zu schliessen. Doch haben diese mit den oben erwähnten Schrägstrichen von M. Gilia Nichts zu thun, da sie in umgekehrter Richtung verlaufen. Ich selbst habe von diesen beiden Arten nur M. Fuciformis O. in lebenden Raupen beobachtet, und diese besassen keinerlei Schrägstriche.

---

*) Cat. East-India Company Mus. Taf. VIII. Fig. 2.

Diesen fünf bekannten Arten kann ich noch eine sechste anschliessen: die Raupe von Macroglossa Croatica, einer kleinasiatischen und osteuropäischen Art, von der mir durch die Güte Hrn. Dr. Staudingers's ein Exemplar, begleitet von einigen Notizen zugekommen ist. Die erwachsene Raupe ähnelt in Form und Zeichnung sehr der von M. Stellatarum, doch hebt sich der Subdorsalstreif viel weniger scharf vom Grunde ab, als dort und Dorsal- sowie Stigmastreif scheinen ganz zu fehlen. Die Farbe ist meist grün, variirt aber bis zu Roth, bei der jugendlichen Raupe sind die Subdorsalstreifen deutlicher und schärfer, als bei der erwachsenen.

Es bietet also diese Art keinerlei Zeichnungselemente dar, welche über die bei Stellatarum vorkommenden hinausgingen, sie ist im Gegentheil noch einfacher, als diese.

V. Die Gattung Pterogon B.

Obgleich mir nur ein kleines Bruchstück aus der Entwicklungsgeschichte einer einzigen Art dieser Gattung vorliegt, so theile ich dasselbe doch mit, da es mir mit Zuziehung zweier anderer Arten zu genügen scheint, um wenigstens im Grossen und Ganzen die Entwicklungsrichtung zu bestimmen, welche die Gattung genommen hat.

1. Pterogon Oenotherae Esp.

Die in vielen zum Theil guten Abbildungen dargestellte ausgewachsene Raupe hat bekanntlich eine sehr complicirte Zeichnung, welche nicht aus irgend einem der bisher betrachteten Zeichnungs-Elemente der Sphingiden ableitbar scheint.

Um so mehr war ich überrascht ein nur 12 Mill. langes Räupchen dieser Art mattgrün zu finden, ohne jede Spur der späteren Gitterzeichnung, dagegen mit einem breiten weissen Subdorsalstreifen, der über alle 12 Segmente hinlief (Fig. 63).

Nach Grösse und späterer Entwicklung zu urtheilen, möchte diese Raupe dem dritten Stadium angehört haben.

Auch im folgenden, vierten Stadium bleibt dieselbe Färbung und Zeichnung bestehen, aber man bemerkt jetzt an der Stelle,

welche bei andern Sphingiden durch das Schwanzhorn ausgezeichnet ist, die Anlage des späteren Augenflecks in Gestalt eines rundlichen gelblichen Fleckes (Fig. 64). Erst im fünften verschwindet plötzlich die Subdorsale, die Raupe wird dunkelgrün (seltner) oder schwarzbraun, erhält die Gitterzeichnung, die kleinen Schrägstreifchen, die über die Stigmen wegziehen, und den schön entwickelten Augenfleck, aus gelbem Spiegel mit schwarzem Kernfleck und schwarzem Hof bestehend (Fig. 65).

Eine ganz ähnliche Zeichnung wie diese europäische Art sie im erwachsenen Zustand besitzt, zeigen auch Pterogon Gaurae und Abbotii aus Nordamerika, bei ihnen ist dieselbe aber dadurch von ganz besonderem Interesse, dass sie den Weg andeutet, auf welchem die primäre Sphingiden-Zeichnung sich in die scheinbar so total verschiedene der ausgewachsenen Pt. Oenotherae umgewandelt hat. Pt. Gaurae ist grün, und auf diesem Grunde steht eine complicirte Gitterzeichnung, welche bei näherer Betrachtung sich wesentlich dadurch entstanden erweist, dass die Dorsallinie in kleine schwarze Punkte aufgelöst ist, die Subdorsallinie in schwarze, weissgesäumte Dreieckchen. Diese Raupe bestätigt also wieder von Neuem die merkwürdige Erscheinung, dass die Thier- wie Pflanzen-Formen Nordamerika's phyletisch älter sind, als die europäischen, wie dies in gleicher Weise auch bei Deil. Lineata, der vicarirenden Form von Deil. Livornica hervortrat. Ganz in Uebereinstimmung damit entbehrt die Raupe von Pt. Gaurae auch des Augenflecks auf dem elften Segment und zeigt statt dessen noch das ursprügliche, wenn auch kleine Sphingidenhorn!

Auch der Schmetterling dieser Art ähnelt in Färbung und Zeichnung, nicht aber im Flügelschnitt dem unsers Pterogon Oenotherae.

Dass die Raupen der Gattung Pterogon ursprünglich das Schwanzhorn besessen haben, lehrt überdies noch die im südöstlichen Russland lebende Art, Pterogon Gorgoniades Hübn., deren Kenntniss ich der Staudinger'schen Sammlung verdanke. In dieser befinden sich etwa acht aufgeblasene Exemplare von 3,7 bis 3,9 Cent. Länge, welche theils auf rothem, theils auf grünem Grund eine Zeichnung aufweisen, die sich an die Jugendform von Oenotherae anschliesst. Ein breiter weisser Subdorsal-

streif zieht von einem kleinen Schwanzhorn bis an den Kopf. Ausserdem aber besitzt die Raupe noch einen ungewöhnlich breiten, weissen, roth gesäumten Infrastigmastreif, einen feinen weissen Dorsalstreifen und eine feine weisse Linie zwischen Subdorsale und Stigmale, eine Linea suprastigmalis.

Die Raupen der Staudinger'schen Sammlung gehören trotz ihrer geringen Grösse doch alle dem letzten Stadium an, wie denn auch der Schmetterling nicht mehr als 2,6 Cent. Flügelspannung hat, also zu den kleinsten der bekannten Sphingiden zählt. Die Art hat somit im erwachsenen Zustand eine Zeichnung, welche dem Jugendkleid von Oenotherae ganz nahe steht, sie verhält sich zu Oenotherae, wie Deilephila Hippophaes zu D. Euphorbiae, nur dass hier der Abstand zwischen beiden noch grösser ist. Gorgoniades ist offenbar eine phyletisch ältere Art, was abgesehen von der Zeichnung schon aus dem Besitz eines Horns zu schliessen wäre. Allerdings wissen wir noch nicht, ob Oenotherae in frühester Jugend ein Horn besitzt; wahrscheinlich verhält es sich so, in jedem Fall aber besass die Stammform von Oenotherae ein solches, da die nächstverwandte Pt. Gaurae dasselbe heute noch aufweist.

So sehen wir also auch bei der Gattung Pterogon die Zeichnung der Raupen mit einer Längsstreifung beginnen, gebildet durch die grundlegende Subdorsale, zu der dann entweder nur noch eine Infrastigmale, oder auch noch eine Suprastigmale (Gorgoniades) hinzukommt. Aus den Längsstreifen entwickelt sich dann durch Zerlegung derselben in Punkte oder kleine Felder eine Gitterzeichnung, die zuletzt (bei Oenotherae) völlig selbstständig wird und ihre Beziehungen zu den Längslinien direct nicht mehr erkennen lässt.

VI. Die Gattung Sphinx.

Von dieser Gattung in dem von Gray aufgestellten engeren Sinn ist es mir trotz aller Mühe nicht möglich gewesen, auch nur von einer einzigen Art befruchtete Eier zu erhalten. Die Weibchen sind in der Gefangenschaft nicht zur Ablage ihrer Eier zu bewegen, und man kann dieselben nur durch einen glücklichen Zufall bekommen.

Auch in der Litteratur suchte ich lange vergebens nach irgend welchen Angaben über das Jugendkleid dieser Raupen, fand aber schliesslich in einer Anmerkung der Rösel'schen »Insektenbelustigungen« eine Beobachtung Kleemann's über die Jugendformen von Sphinx Ligustri, die zwar weit entfernt ist von Vollständigkeit, dennoch aber über einige Punkte Aufklärung gibt.

Kleemann erhielt von einem Weibchen von Sph. Ligustri 400 befruchtete Eier. Die auskriechenden Räupchen sind »anfangs ganz hell gelblich grün, werden aber nach dem Genuss der frischen Blätter grüner«; auch das Horn ist zuerst hellgrün und wird dann »dunkler«. Die Räupchen spinnen Fäden und befestigen sich dadurch auf dem Blatte von dem sie sich ernähren! (meines Wissens noch bei keiner Sphingidenart beobachtet!). Sie häuten sich vier Mal; erst nach der dritten Häutung kommt die Einfassung um ihren Kopf, nebst den purpurrothen Streifen, »da solche zuvor nur allein weiss waren«. Die Häutungen erfolgen in Intervallen von je 6 Tagen und nach der vierten Häutung wachsen sie noch etwa zehn Tage*).

Aus diesen kurzen Notizen lässt sich entnehmen, dass die Zeichnung im Stadium III. aus sieben weissen Schrägstrichen besteht, welche im Stadium IV. farbige Säume erhalten. Das letztere habe ich selbst auch öfters gesehen.

Ueber den wichtigsten Punkt geben die Kleemann'schen Beobachtungen leider keinen Aufschluss, über das Fehlen oder Vorhandensein einer Subdorsallinie in den jüngeren Stadien. Dass er dieselbe nicht erwähnt, kann durchaus nicht als ein Beweis für ihr thatsächliches Fehlen angesehen werden, vielmehr möchte ich vermuthen, dass sie in Stadium I., vielleicht auch II. vorhanden ist. Jedenfalls gibt es Arten der Gattung Sphinx (sensu strictiori), welche in der Jugend eine Subdorsale besitzen, wie ich mit Bestimmtheit schon allein aus den Resten einer solchen bei den erwachsenen Raupen von Sph. Convolvuli schliessen zu dürfen glaube.

Noch sicherer wird dieser Schluss, wenn man die Zeichnung einiger nahe verwandten Gattungen zum Vergleich herbeizieht. Ohnehin dürfte die Abtrennung der Gattung Macrosila Boisd.

---

*) Rösel a. a. O. Bd. III. S. 26. Anmerkung.

von Sphinx wohl kaum sich rechtfertigen lassen. Nimmt man diese und die Gattungen Dolba Walk. und Acherontia Ochs. hinzu, so fällt vor Allem die grosse Aehnlichkeit in der Zeichnung auf, die oft so weit geht, dass der Unterschied zweier Arten lediglich in kleinen Farbenschattirungen besteht, während der Unterschied zwischen den Schmetterlingen bei Weitem grösser ist.

Mir sind von den genannten Gattungen im Ganzen vierzehn Raupen-Arten bekannt: Macrosila Hasdrubal, Rustica*) und Cingulata*); Sphinx Convolvuli, Ligustri, Carolina*), Quinquemaculata*), Drupiferarum*), Kalmiae*), Gordius*); Dolba Hylaeus*); Acherontia Atropos, Styx**) und Satanas**). Alle diese Raupen, mit einer einzigen Ausnahme besitzen Schrägstreifen nach Art der Smerinthus-Raupen, die meisten ohne jede Andeutung einer Subdorsallinie, eine dagegen — die nordamerikanische M. Cingulata — mit völig ausgebildeter, eine andere — die für Europa stellvertretende Art: Sphinx Convolvuli — mit rudimentärer Subdorsale. Die meisten unter diesen besitzen als Grundfarbe das Grün der Blätter, von welchen sie leben, einzelne aber sind braun, d. h. bodenfarbig und dann tritt die Zeichnung nicht mehr so scharf hervor; wieder andere besitzen sehr auffallende Farben (A. Atropos) und dann sind die Schrägstriche sehr lebhaft gefärbt. Nur M. Hasdrubal***) entfernt sich vollständig von diesem Schema, indem hier auf tiefem Schwarz schmale gelbe Ringe stehen, während Horn und letztes Segment roth sind.

Diese grosse, höchst auffallende Raupe von M. Hasdrubal ist dieselbe, welche Wallace auf seine Erklärung brillanter Färbung von Raupen geführt hat. Ueber die Entstehung ihrer so ganz abweichenden Zeichnung kann erst ihre Ontogenese Aufschluss geben, in welcher sicherlich noch ein oder das andere ihrer älteren phyletischen Stadien erhalten sein wird.

Dasselbe müsste genau genommen auch von den übrigen Arten gesagt werden, doch lässt der Vergleich mit den so ähnlich gezeich-

---

*) Bei Abbot & Smith abgebildet und beschrieben.

**) Abbildungen in Cat. Lep. Ins. East-India Comp.

***) Siehe die Abbildung bei Sepp, Surinam'sche Vlinders, P. 3, Pl. 101. 1848. Ein Spiritus-Exemplar der erwachsenen Raupe befindet sich im Berliner Museum.

neten Smerinthini und der Umstand, dass bei Einzelnen eine Subdorsallinie zu erkennen ist die bestimmte Vermuthnng als berechtigt erscheinen, dass die primäre Zeichnung auch hier die Subdorsale war, dass aber dieselbe meistens durch die später dazu gekommenen Schrägstreifen völlig verdrängt wurde. Dann würde also die Gruppe der Sphingini gegenüber den Smerinthini die jüngere sein und damit stimmt die höhere Ausbildung der Schrägstreifen, welche hier stets zweifarbig, manchmal sogar dreifarbig (Sph. Drupiferarum Weiss, Roth, Schwarz) sind, während sie bei den Smerinthus-Arten nur selten einigermassen regelmässige Farbensäume besitzen.

VII. Die Gattung Anceryx Boisd.

Obgleich diese Gattung in den Catalogen europäischer Schmetterlinge meistens nicht angenommen wird, sondern die einzige hierher gehörige Art des europäischen Faunengebietes noch der Gattung Sphinx Ochs. zugerechnet wird, so scheint mir ihre Abtrennung von Sphinx doch geboten, nicht deshalb, weil die Schmetterlinge sehr durchgreifende Verschiedenheiten darböten, sondern weil nach dem Wenigen, was wir über die Raupen wissen, diese derartige Verschiedenheiten aufweisen.

Es ist mir mehrfach gelungen, befruchtete Eier von Anceryx Pinastri zu erhalten und ich gebe hier zuerst die Entwicklungsgeschichte dieser Raupe, welche übrigens schon in dem vortrefflichen Werk über Forstinsecten von Ratzeburg eine recht genaue Darstellung gefunden hat.

Schon Rösel wusste, dass der »Fichtenschwärmer« seine Eier im Juni und Juli einzeln an die Nadeln der Kiefern legt und beschrieb dieselben als »gelblich, glänzend, ovalrund und von der Grösse eines Hirsekorns«.

Beim Ausschlüpfen sind die 6 Millim. langen Räupchen hellgelb, der Kopf glänzend schwarz mit gelbem Clypeus, das an der Spitze gegabelte Schwanzhorn zuerst auch gelblich, bald aber schwarz. Eine eigentliche Zeichnung fehlt noch, doch verläuft über dem Rückengefäss ein röthlicher Streifen und auch die Stigmengegend spielt etwas ins Orangerothe (Fig. 53 a u. b).

Sobald die Räupchen sich mit Nahrung gefüllt haben, bekommen sie einen Strich ins Grünliche. Nach vier Tagen erfolgt die erste Häutung. Unmittelbar nach derselben ist noch keine deutliche Zeichnung zu erkennen, mit Ausnahme einer grünlichweissen Stigmale. Nach einigen Stunden aber wird die anfänglich hellgrüne Grundfarbe dunkler und zugleich tritt eine grünlichweisse Subdorsallinie scharf hervor, sowie eine ihr parallellaufende Linie oberhalb der Stigmen, die bei Pterogon Gorgoniades bereits als Suprastigmale bezeichnet wurde. Eine Dorsale fehlt, der Kopf ist hellgrün, mit zwei schmalen, den Clypeus einrahmenden, schwarzbraunen Streifen; Horn und Thoracalfüsse schwarz; Afterfüsse röthlichgrün; Länge 12—13 Millim. (Fig. 54).

Stadium III.

Nach weiteren vier Tagen erfolgt die zweite Häutung, welche weder in Färbung noch Zeichnung eine Aenderung mit sich bringt. Nur das Horn wird bräunlich mit schwarzer, jetzt nicht mehr gabliger Spitze. Wie schon vorher sind auch jetzt die Räupchen vortrefflich den Kiefernadeln angepasst, an denen sie den ganzen Tag über fressen und lassen sich nur schwer zwischen ihnen erkennen.

Stadium IV.

Auch die dritte Häutung bringt keine wesentlichen Aenderungen. Grundfärbung und Zeichnung bleiben dieselben, nur die Stigmen, welche vorher unscheinbar gelblich waren, fallen jetzt durch ein lebhaftes Ziegelroth ins Auge. Das Horn wird an der Basis gelbroth.

Stadium V.

Erst im fünften und letzten Stadium ändert sich die Zeichnung wesentlich. Ein rothbrauner, breiter Dorsalstreif verdrängt mehr oder weniger vollständig die weisse Subdorsale. Auch die Suprastigmale wird in viele kurze Stücke unterbrochen, während die grüne Grundfarbe je nach dem Individuum mehr oder weniger durch den bräunlichen Ton verdeckt wird, der vom Rücken gegen die Flanken sich herabzieht. Horn schwarz, immer noch gegabelt, Segment 1 oben mit einer Hornplatte, ähnlich wie sie die Raupen der Deilephilaarten besitzen.

Dieses Stadium ist sehr variabel, wie schon die in den verschiedenen Werken niedergelegten Abbildungen beweisen. Die Variationen beruhen einerseits auf dem Kampf der grünen Grundfarbe mit der von Oben her vorrückenden rothbraunen, andrerseits aber auch auf der mehr oder weniger vollständig gelungenen Beseitigung zusammenhängender Längslinien. Zuweilen bleiben dieselben vollständig erhalten. So findet sich bei Hübner (Sphinges III., Legitimae C, b) eine Raupe abgebildet, bei welcher sowohl die Subdorsale als die Suprastigmale noch continuirlich von Segment 11 bis 1 verläuft, ein Fall, der wohl als Rückschlag auf die primäre Form gedeutet werden darf.

Im Ganzen beruht der Umschlag in der Zeichnung vom vierten zum fünften Stadium darauf, dass die kleineren Raupen den Nadeln angepasst sind, die grossen aber den Zweigen. Ich werde später darauf zurückkommen.

Die Ontogenese des Fichtenschwärmers lehrt uns demnach drei verschiedene Zeichnungsformen kennen: 1) die einfache Färbung ohne Zeichnung, 2) eine Zeichnung aus dreierlei paarigen und parallellaufenden Längslinien gebildet und 3) eine complicirte Zeichnung aus den Bruchstücken der früheren gebildet, zu denen noch ein dunkler Dorsalstreif hinzukommt.

Von den 14 Arten, welche Gray zur Gattung Anceryx rechnet, finde ich ausser der beschriebenen nur noch von zweien Notizen über die Raupe.

A. Coniferarum lebt in Nordamerika auf Pinus palustris und wird von Abbot & Smith abgebildet. Färbung und Zeichnung erinnern durchweg an unsere A. Pinastri.

A. Ello Linn. wird nach Merian's Autorität bei Clemens beschrieben*), wonach auch sie dunkelbraun ist, »mit einer weissen Rückenlinie und mit weissen unregelmässigen Flecken an den Seiten«. Sie lebt von einer »Art von Psidium oder Guava.«

Die meisten Anceryx-Arten scheinen auf Coniferen zu leben und dem entsprechend ganz bestimmte und gemeinsame Anpassungen zu zeigen. Ich schliesse dies — da bestimmte Angaben fehlen — zum Theil nur aus den Namen wie Anceryx Juniper

*) Synopsis of the North American Sphingides. Philadelphia 1859.

(Afrika). Dass bei unserer A. Pinastri das Gemisch von Braun und Tannengrün, durchsetzt mit scheinbar unregelmässigen helleren, gelblichen, weisslichen Flecken eine sehr vollendete Anpassung an die Umgebung des (ausgewachsenen) Thieres darstellt, hat man schon zu einer Zeit erkannt, die von unsern heutigen Anschauungen noch sehr weit entfernt war. Rösel sagt von dieser Raupe: »Nach dem Fressen sitzt sie still und ist dann schwer sichtbar, weil sie mit ihrer Speise einerlei Farbe hat.« »Denn ihr brauner Rückenstreif hat fast die Farbe, wie die Zweige der Fichte, und wer sollte wohl nicht wissen, dass unter den grünen Nadeln derselben sich auch viele gelbe befinden?«

In dieser Anpassung an Nadelhölzer liegt es offenbar, dass diese Raupen im erwachsenen Zustand sich so weit von denen der Gattung Sphinx entfernen, während doch die Schmetterlinge sich so nahe stehen, dass man erst dann sie als besondere Gattung abtrennte, als man eine grössere Anzahl von Arten von ihnen kennen lernte.

Schlüsse auf die Phylogenese.

Allen bisher angestellten Betrachtungen lag die Anschauung zu Grunde, dass die Entwicklung des Individuums die Stammesgeschichte in nuce in sich enthält, die Anschauung Fritz Müller's und Haeckel's, nach welchem die Ontogenese die kurze Recapitulation der Phylogenese ist.

So sicher nun auch dieser Satz im Allgemeinen wahr ist, so sehr sich seine Richtigkeit durch alle neueren Untersuchungen über Entwicklung immer wieder von Neuem bestätigt hat, so darf doch nicht vergessen werden, dass diese »Recapitulation« nicht nur bedeutend verkürzt, sondern auch »gefälscht« sein kann und eine genaue Prüfung in jedem einzelnen Falle ist daher geboten.

Es fragt sich also hier vor Allem, ob die so verschiedenartige Zeichnung der Raupen in verschiednen Altersstadien wirklich als zurückgebliebener Rest von der Zeichnung der Stammarten aufzufassen ist, oder ob nicht vielmehr diese Verschiedenheit darauf beruht, dass die Raupe beim Heranwachsen verschiednen

äussern Lebensbedingungen begegnet, denen sie sich durch Anlegung einer verschiedenen Tracht — wenn der Ausdruck erlaubt ist — angepasst hat.

Da kann es nun nicht zweifelhaft sein, dass das Erste der Fall ist.

Es soll zwar durchaus nicht geläugnet werden, dass die Lebensverhältnisse der Raupen in der Jugend zuweilen etwas andere sind, als im Alter, es wird im Gegentheil später nachgewiesen werden, dass in der That für gewisse einzelne Fälle das Anlegen einer neuen Tracht im Alter wirklich auf einer Anpassung an neue Lebensverhältnisse beruht, aber im Allgemeinen bleiben sich die äussern Verhältnisse während der Entwicklung der Raupe sehr gleich, wie schon allein daraus hervorgeht, dass ein Wechsel der Nahrungspflanze niemals vorkommt. Wir sollten deshalb eher eine völlige Gleichheit der Zeichnung während der ganzen Raupenzeit erwarten, als eine so grosse Verschiedenheit, wie wir sie thatsächlich beobachten.

Verschiedne Umstände scheinen mir zu beweisen, dass das Jugendkleid der Raupen nur ganz ausnahmsweise auf einer neuen Anpassung beruht, in der Regel aber durch Vererbung erworben ist. Dahin gehört zuerst die Thatsache, dass nächstverwandte, ganz gleichen äussern Verhältnissen ausgesetzte Arten, wie z. B. Chaerocampa Elpenor und Porcellus zwar genau das gleiche Jugendkleid besitzen, dass dasselbe aber in verschiedner Altersstufe auftritt. So erscheint der Subdorsalstreif bei Elpenor erst im zweiten Stadium, während er bei Porcellus schon im ersten vorhanden ist. Wäre dieser Streif eine Errungenschaft der jungen Raupe, hervorgerufen durch Anpassung an die speciellen Lebensbedingungen dieses Alters, so müsste er bei beiden Arten in demselben Stadium auftreten. Da er dies nicht thut, so dürften wir daraus schliessen, dass er in Wahrheit nur ein ererbter Charakter ist, der von den Vorfahren beider Arten im erwachsenen Zustande erworben wurde und der jetzt auf die Jugendstadien zurückgerückt ist, bei der einen Art weiter zurück, als bei der andern.

Der stärkste und wie mir scheint durchschlagende Beweis aber für die rein phyletische Bedeutung der jugendlichen Raupenzeichnung liegt in der auffallenden Gesetzmässigkeit, mit

welcher bei allen verwandten Arten sich die Zeichnung in ähnlicher Weise entwickelt, mögen ihre äussern Lebensverhältnisse noch so verschieden sein. Bei allen Arten der Gruppe der Chaerocampini (die Gattungen Chaerocampa und Deilephila) geht die Zeichnung — mag sie in späteren Stadien noch so verschieden sein — von der einfachen Subdorsallinie aus und dies bei Arten, welche auf den verschiedensten Pflanzen leben und bei denen Allen diese Zeichnung ohne jede biologische Bedeutung sein muss, so lange die Räupchen so klein sind, dass dieselben überhaupt nur mit der Lupe sichtbar sind und von einer Nachahmung etwa der Blattstiele, -Rippen oder -Kanten nicht die Rede sein kann, eben wegen des Grössenunterschiedes von Blatt und Raupe.

Und wenn wir bei der Gruppe der Macroglossini (die Gattungen Macroglossa, Pterogon und Thyreus Swains.) grade dieselbe einfache Zeichnung der Subdorsallinie durch alle Stadien hindurch bei zwei Gattungen beibehalten sehen, während dieselbe bei den Smerinthini sehr früh schon schwindet und bei den Sphingini nur noch in Spuren nachweisbar ist, welch' andere Erklärung lässt sich diesen Thatsachen geben, als dass uns hier eine Reihe von Bruchstücken aus der phyletischen Entwicklungsreihe der Sphingiden-Zeichnung vorliegt, dass dieselbe von einer Grundform, der einfachen Subdorsallinie ausgegangen und dann nach verschiednen Seiten hin sich weiter entwickelt hat und dass in dem Masse, als diese Weiterentwicklung vorangeschritten ist, die ältern phyletischen Stadien immer weiter zurück in immer jüngere ontogenetische Stadien geschoben wurden, bis sie schliesslich selbst in den jüngsten Stadien nur noch als schwache Andeutung auftraten (Deil. Euphorbiae) oder selbst ganz eliminirt wurden (die meisten Arten der Gattung Sphinx)? Ich glaube in der That nicht, dass es möglich ist, eine andere, irgendwie genügende Erklärung für diese Thatsachen beizubringen. Somit kann die Berechtigung obiger Auffassung wohl nicht mehr in Zweifel gezogen werden und wir dürfen mit Sicherheit auf der Anschauung fussen, dass die Ontogenese der Raupenzeichnung uns ihre Phylogenese enthüllt, mehr oder weniger vollständig, je nachdem mehr oder weniger phyletische Stufen ausgefallen sind, zuweilen

— aber gewiss sehr selten — einigermassen entstellt, oder mit andern Worten: die Ontogenese der Raupenzeichnung ist eine zwar mehr oder weniger stark gekürzte, aber kaum gefälschte Wiederholung der Phylogenese.

Wenn sich dies nun so verhält, so handelt es sich zunächst darum, das Gesetzmässige in den Entwicklungserscheinungen herauszufinden, um daraus dann wiederum auf die der Enrwicklung zu Grunde liegenden treibenden Ursachen zurückschliessen zu können.

Die Gesetze oder vielleicht besser: die Normen, nach welchen die Entwicklung geschieht, sind wesentlich die folgenden:

I. Die Entwicklung beginnt mit dem Einfachen und schreitet allmälig zu dem Zusammengesetzteren vor.

II. Neue Charaktere erscheinen zuerst im letzten Stadium der Ontogenese.

III. Dieselben rücken dann allmälig in frühere Stadien der Ontogenese zurück und verdrängen so die älteren Charakterc bis zu völligem Verschwinden derselben.

Der erste dieser Sätze erscheint fast selbstverständlich. Sobald einmal überhaupt von Entwicklung gesprochen wird, denken wir schon an eine Entwicklung vom Einfachen zum Zusammengesetzten. Es bestätigt also dieses Resultat der Beobachtung nur, dass es sich hier wirklich um eine Entwicklung im wahren Sinn des Wortes handelt, nicht etwa blos um eine Aufeinanderfolge verschiedner selbstständiger, d. h. unabhängig von einander eintretender Zustände.

Die beiden folgenden Sätze dagegen beanspruchen grössere Bedeutung. Sie werden nicht zum ersten Male hier ausgesprochen, sondern wurden schon vor einigen Jahren von Würtemberger*) aus dem Studium der Ammoniten abgeleitet. Auch dort treten die neuen Charaktere vorwiegend in späterer Lebenszeit auf und rücken dann, im Verlaufe der phyletischen Entwicklung auf die jüngeren Stadien der Ontogenese zurück. »Die Veränderungen an dem Charakter der Schalen bei den Ammoniten machen sich zuerst

*) Neuer Beitrag zum geologischen Beweise der Darwin'schen Theorie. Ausland 1873, No. 1 u. 2.

auf dem letzten Umgange bemerklich, bei den nachfolgenden Generationen aber schiebt sich eine solche Veränderung nach und nach immer weiter gegen den Anfang des spiralen Gehäuses fort, bis sie den grössten Theil der Windungen beherrscht.«

Ganz in demselben Sinne werden auch die Fälle aufzufassen sein, welche Neumayr und Paul kürzlich über gewisse Melanopsis-Formen aus den Paludinenschichten Westslavoniens mitgetheilt haben. Bei M. recurrens sind die letzten Windungen der Schale glatt, ein neuer Charakter, die kleinen oberen Windungen aber tragen zarte Rippen, wie deren die unmittelbare Stammform auch auf der letzten Windung besass, das Embryonalgewinde zeigt sich wieder glatt und die Verfasser glauben (aus andern Gründen), dass die weiter zurückliegende Stammform ein glattes Gehäuse besessen habe.

Hier und bei den Ammoniten erzählt uns also gewissermassen jede Schale die Stammgeschichte der Art, an ein und derselben Schale finden wir nebeneinander verschiedene phyletische Stufen erhalten. Diese Bequemlichkeit bietet die Raupenzeichnung nicht dar, dennoch aber glaube ich, dass wir durch sie noch etwas weiter geführt werden und etwas tiefer eindringen können in die Ursachen, welche den Umwandlungsvorgängen zu Grunde liegen, und zwar deshalb, weil wir hier das Thier im Leben beobachten und seine Lebensbeziehungen genauer beurtheilen können, als dies bei einem fossilen Thier möglich ist.

Als ich im Jahre 1873 die Abhandlung Würtenberger's erhielt, frappirte mich nicht nur die Uebereinstimmung der von ihm gewonnenen Hauptresultate mit den eigenen, durch das Studium der Raupenzeichnung gewonnenen, sondern fast eben so sehr eine Differenz in der beiderseitigen Auslegung der Thatsachen.

Dieselbe betrifft das allmälige Zurückrücken eines neuen Charakters von dem letzten Stadium der Ontogenese in die früheren. Ohne nähere Begründung nimmt Würtenberger gewissermassen als selbstverständlich an, dass die treibende Kraft, welche das Zurückrücken bewirkt, dieselbe ist, welche nach seiner Ansicht den betreffenden Charakter zuerst im letzten Stadium hervorgerufen hat: Naturzüchtung. »Die in einem vorgeschrittenen Lebensalter von den Organismen erworbenen Veränderungen können sich, wenn es nützlich ist, in der Weise bei ihren Nachkommen

forterben, dass sie bei den folgenden Generationen immer ein klein wenig früher auftreten, als bei den vorhergehenden.«

Gewiss lässt es sich theoretisch sehr wohl denken, dass ein neuerworbener Charakter, wenn er auch für die früheren Stadien nützlich ist, allmälig auch auf diese übertragen werden kann, indem in diesem Falle stets diejenigen Individuen am meisten Aussicht hätten, zu überleben, bei welchen derselbe am frühesten auftritt. Allein in der Entwicklung der Raupen-Zeichnung scheinen mir Thatsachen vorzuliegen, welche beweisen, dass ein solches Zurückrücken der neuen Charaktere bis zu einem gewissen Grad unabhängig ist vom Nützlichkeitsprincip, dass es daher auf eine andre Ursache zurückgeführt werden muss: auf die Bildungsgesetze, welche innerhalb eines jeden Organismus walten.

Wenn wir bei der Raupe von Deil. Elpenor sehen, dass die beiden Augenflecken, welche zuerst auf dem vierten und fünften Segment sich bilden, später als schattenhafte Andeutungen ohne jeden biologischen Werth auch auf den übrigen Segmenten erscheinen, so wird Niemand dies Auftreten durch Naturzüchtung erklären wollen. Man wird vielmehr sagen, dass bei segmentirten Thieren die Neigung vorhanden ist, die gleichen Charaktere auf allen Segmenten zu wiederholen und dies will wiederum nichts Anderes sagen, als dass innere Bildungsgesetze zu solcher Wiederholung des neuentstandenen Charakters nöthigen.

Die Existenz solcher von Naturzüchtung unabhängiger Bildungsgesetze steht also fest und wird ja auch nicht bestritten (Correlation, Darwin). Dass aber in dem vorliegenden Fall derartige innere Bildungsgesetze das Zurückrücken der neuen Charaktere bestimmen, scheint mir aus der oben schon in anderm Sinne angeführten Thatsache hervorzugehen, dass in manchen Fällen Charaktere, welche bei dem erwachsenen Thier entschieden nützlich sind, in jugendliche Stadien zurückrücken, wo sie höchstens indifferent, gewiss aber nicht nützlich sein können.

So die Schrägstreifen der Smerinthus-Raupen. Bei der erwachsenen Raupe ahmen sie, wie später genauer begründet werden soll, die Blattrippen nach und bewirken in Gemeinschaft mit der grünen Grundfärbung, dass diese Raupen auf ihrer Nahrungspflanze

nur sehr schwer zu entdecken sind; der Blick gleitet über sie weg, und man erkennt sie als Thier erst dann, wenn man sie zufällig genau fixirt.

Nun treten aber diese Schrägstreifen bei allen mir bekannten Smerinthus-Raupen schon im zweiten, ja zum Theil schon im ersten Stadium auf, d. h. bei Räupchen von 0,7—1 Cent. Länge. Die Schrägstreifen stehen hier viel dichter nebeneinander, als die Rippen irgend eines Blattes an Weiden, Pappeln oder Linden, von einer Nachahmung dieser Blätter kann also keine Rede sein.

Allerdings aber werden die jungen Räupchen durch die Schrägstreifen auch nicht etwa auffallender, da sie überhaupt nur bei scharfem Zusehen zu erkennen sind. Darin muss der Grund liegen, warum dieselben nicht durch Naturzüchtung entfernt worden sind.

Ich möchte sonach die eigenthümliche Erscheinung des Rückschreitens neuerworbener Charaktere etwa so formuliren: Veränderungen, welche in späteren Stadien der Ontogenese entstanden sind, haben die Tendenz, sich im Laufe der phyletischen Entwicklung nach rückwärts auf die jüngeren Stadien zu übertragen.

Die oben mitgetheilten Entwicklungsdaten liefern zahlreiche Belege dafür, dass diese Uebertragung allmälig, schrittweise und zwar in denselben Schritten geschieht, welche die erste Feststellung des neuen Charakters im Endstadium der Ontogenese herbeiführten.

Wäre dieser Satz nicht richtig, so würde mit ihm die Ontogenese sehr viel von ihrem Interesse für uns verlieren. Es wäre dann nicht mehr thunlich, aus dem ontogenetischen Entwicklungsgang eines Organs oder eines Charakters auf dessen Phylogenese zu schliessen. Wenn z. B. die Augenflecken der Chaerocampa-Raupen, welche im reifen Alter erworben worden sein müssen, im weiteren Verlauf der phyletischen Entwicklung zwar nach rückwärts in jüngere Stadien der Ontogenese geschoben worden wären, aber nicht in ihren primitiven Anfängen als Ausbuchtungen der Subdorsallinie, sondern gleich als fertige Augenflecken, so würde uns ihr Erscheinen über das Wie ihrer Bildung keinen Aufschluss geben können.

Es ist nun aber Allen, die sich mit Entwicklungsgeschichte irgend einer Thiergruppe beschäftigt haben, sehr wohl bekannt,

dass kein Organ und kein irgendwie zusammengesetzterer Charakter plötzlich und unvermittelt in der Ontogenese auftritt und da nun andrerseits gewiss scheint, dass Neuerungen oder Weiterentwicklungen bereits vorhandner aber noch einfacher Charaktere vorwiegend im Endstadium der Entwicklung vor sich gehen, so wird man also zu dem obigen Schluss geführt und zwar noch mit der Modification, dass neuerworbene Charaktere in dem Masse nach rückwärts verschoben werden, in welchem sie durch noch später hinzutretende Charaktere gewissermassen aus dem Endstadium der Ontogenese verdrängt werden.

Es muss dies ein rein mechanischer Process sein, beruhend auf jenen innern Bildungsgesetzen, deren Wirkungen wir zwar wahrnehmen, ohne sie aber schon näher begründen zu können. Er kann unter Umständen durch Naturzüchtung verhindert werden, so z. B. wenn die jungen Raupen von Anceryx Pinastri die eigenthümliche Gitterzeichnung der erwachsenen Raupe nicht annehmen, weil sie vermuthlich durch ihre Anpassung an die grünen Tannennadeln besser geschützt sind, als sie es sein würden, wenn sie das auf bedeutendere Körpergrösse berechnete Kleid des letzten Stadiums trügen.

Das Zurückrücken der neuerworbenen Charaktere kann vermuthlich auch beschleunigt werden, wenn diese Charaktere auch für das jüngere Stadium von Nutzen sind, allein es geschieht gänzlich unabhängig von irgend welchem Nutzen auch dann, wenn die Charaktere indifferent sind, veranlasst lediglich durch innere Bildungsgesetze.

Dass in der That neue Charaktere vorwiegend im letzten Stadium der Ontogenese auftreten, das lässt sich auch an der Raupenzeichnung nachweisen.

Damit soll natürlich nicht gesagt sein, dass neue Charaktere überhaupt im ganzen Thierreich stets nur im Endstadium der Ontogenese auftreten könnten, vielmehr hat Haeckel vollkommen Recht, wenn er die Anpassungsfähigkeit der Organismen auch der Zeit nach für unbeschränkt hält. Umwandlungen können unter Umständen zu jeder Zeit der Entwicklung eintreten und grade die Insekten mit Metamorphose, deren Larven so weit von den Imagines abgewichen sind, liefern den Beweis dafür, dass

auch frühere Stadien sich gänzlich umgestalten können. Was hier behauptet wird, ist nur dieses, dass innerhalb der Raupenentwicklung neue Charaktete in der Regel erst bei der ausgewachsenen Raupe hinzukommen.

Einmal lässt sich schon die mit dem Alter der Raupe so häufig zunehmende Complication der Zeichnung kaum anders deuten, als dass stets am Endstadium der Ontogenese die neuen Charaktere hinzugefügt wurden. Dann aber können wir in einzelnen Fällen die Natur gewissermassen auf der That ertappen, wie sie grade im Begriff ist, einen neuen Charakter wenn auch noch mit einiger Unsicherheit, hinzuzufügen.

Ich denke dabei an die blutrothen oder rostrothen Flecke, welche bei drei Arten von Smerinthus-Raupen im letzten Stadium in der Umgebung der Schrägstreifen vorkommen. Es wurde oben gezeigt, dass dieselben als die ersten Anfänge jener linearen farbigen Säume anzusehen sind, welche erst bei der Gattung Sphinx zu voller Entwicklung gelangen. Sie sind bei Smerinthus Tiliae bei einzelnen Individuen auch bereits zusammengeflossen und stellen einen, wenn auch noch unregelmässigen Farbensaum dar. Bei Sm. Populi bleiben sie immer auf dem Fleckenstadium stehen, kommen aber bei vielen Individuen vor, während Sm. Ocellata nur sehr selten fleckig ist und Sm. Quercus niemals Flecken hervorzubringen scheint.

Allerdings zeigen sich nun die Flecken sowohl bei Sm. Tiliae als Populi nicht ausschliesslich im fünften (letzten) Stadium, sondern auch schon im vierten, zuweilen bei Populi sogar schon im dritten und man könnte daraus schliessen wollen, dass der neue Charakter nicht blos im Endstadium zuerst aufgetreten wäre, allein die meisten der gefleckten Individuen erhalten die Flecken erst im fünften Stadium, nur eine Minderzahl von ihnen schon im vierten. Man wird also das gelegentliche frühere Auftreten der Flecken schon als ein Zurückrücken des im fünften Stadium erworbenen Charakters auslegen müssen. Uebrigens stehen sich das vierte und fünfte Stadium der Raupen sowohl was Grösse und Lebensweise, also Beziehung zur Aussenwelt anlangt, als in Bezug auf die Zeichnung sehr nahe, so dass zu erwarten ist, dass hier neue Charaktere des fünften Stadiums, sofern sie auf Anpassung beruhen, sehr schnell auf das vierte übertragen werden. Es wäre

dies ein Fall von Beschleunigung des durch innere Ursachen bedingten Vorganges durch Naturzüchtung. Warum die Veränderungen vorwiegend erst im letzten Stadium eintreten, diese Frage hängt aufs Genaueste mit der andern nach den Ursachen der Raupenzeichnung überhaupt zusammen und kann deshalb erst später untersucht werden.

Wenn wir aber hier im Voraus einmal aufs Gradewohl die Annahme machen wollen, alle wirklich neuen Zeichnungscharaktere beruhten auf Anpassung an die Lebensbedingungen und entstünden durch Naturzüchtung, so würde es nicht schwer sein, aus dieser Voraussetzung den Schluss abzuleiten, dass diese neuen Charaktere vorwiegend im letzten Lebensstadium zuerst auftreten müssen. Zwei Umstände sprechen dafür: die Grösse des Thiers und die längere Dauer des letzten Stadiums. So lange die Raupe so klein ist, dass ein jedes Blatt sie vielfach deckt, bedarf sie wohl nur einer guten Anpassung der Färbung, um so vollkommen verborgen zu sein, als es überhaupt möglich ist, abgesehen davon, dass auch viele ihrer späteren Feinde sie jetzt der Nachstellung noch nicht für werth halten werden. Dann aber dauert auch das letzte Stadium bedeutend länger, als jedes der vier vorhergehenden; bei Deilephila Euphorbiae beträgt es zehn Tage, gegenüber einer Dauer von vier Tagen der übrigen Stadien, bei Sphinx Ligustri ebenfalls zehn Tage gegenüber sechs Tagen der übrigen Stadien.

Die Raupe hat also in dem Kleide ihres letzten Stadiums längere Zeit die Gefahr zu überwinden, von Feinden entdeckt zu werden und da sie zugleich auch zahlreichere Feinde hat und ihrer viel bedeutenderen Grösse halber weit leichter gesehen wird, so lässt es sich wohl begreifen, dass eine Aenderung der Lebensbedingung, z. B. die Uebersiedelung auf eine neue Futterpflanze vor Allem die Anpassung der erwachsenen Raupe zur Folge haben würde.

Es wird sich nun in Folgendem zeigen, in wie weit die hier gemachte Voraussetzung, dass alle Zeichnungscharaktere auf Naturzüchtung beruhen, richtig ist.

III. Biologischer Werth der Zeichnung.

Nachdem ich die Entwicklung der Raupenzeichnung, soweit möglich, ihrer äussern Erscheinung nach beschrieben und dann die ihr zu Grunde liegenden formalen Entwicklungsgesetze daraus abgeleitet habe, gelange ich zur Hauptaufgabe, zu dem Versuch, die tieferen, bewegenden Ursachen aufzudecken, welche die Zeichnung überhaupt hervorrufen.

Zwei Möglichkeiten liegen hier vor, dieselben, welche sich uns in Bezug auf die Entwicklung des organischen Lebens im Grossen und Ganzen darbieten. Entweder die so eigenthümlichen, verwickelten und für uns scheinbar unverständlichen Charaktere, welchen wir den Namen einer Zeichnung geben, verdanken ihre Entstehung der direkten und indirekten Einwirkung langsam sich ändernder Lebensbedingungen — oder sie entstehen aus rein innern, im Organismus selbst gelegenen Ursachen, aus einer phyletischen Lebenskraft. Ich habe in der Einleitung schon auseinandergesetzt, warum mir grade die Raupenzeichnung ein so besonders günstiges Object zur Entscheidung dieser Frage zu sein schien, oder genauer warum mir in Bezug auf dieses Object grade die Entscheidung leichter möglich zu sein schien. als in Bezug auf andere. Ich will es hier nicht wiederholen.

Die ganze Untersuchung wäre von mir nicht angestellt worden, wenn ich zu Denjenigen gehörte, welche sich von vornherein zur Allmacht der Naturzüchtung bekennen, wie zu einem Glaubensartikel oder einem wissenschaftlichen Axiom. Eine Frage. die nur auf inductivem Wege einer Lösung sich nähern kann, darf unmöglich nach den ersten Proben, die günstig für dieses Princip ausfielen, nun als gelöst und weitere Proben als überflüssig angesehen werden.

Gewiss hat die Annahme einer geheimnissvoll wirkenden phyletischen Kraft für unsern nach Erkenntniss strebenden Geist etwas sehr Unbefriedigendes; jedenfalls ist dieselbe aber nicht dadurch als widerlegt anzusehen, dass man die Entstehung Hunderter von Charakteren auf Naturzüchtung zurückführen kann, die vieler anderer auf direkte Einwirkung äusserer Lebensbedingungen. Soll die absolute Abhängigkeit der Entwicklung der organischen Welt von den

Einflüssen der Aussenwelt nachgewiesen werden, so darf man nicht blos beliebige Charaktere hier und dort herausgreifen, wie sie sich grade für die Erklärung am besten zugänglich zeigen, sondern man muss vor Allem den Versuch machen, sämmtliche Charaktere einer bestimmten, wenn auch kleinen Erscheinungsgruppe vollständig auf die uns bekannten Umwandlungs-Faktoren zurückzuführen. Es wird sich dann zeigen, ob dies möglich ist, oder ob ein aus den bekannten Principien nicht erklärbarer Rest bleibt, der dann zur Annahme einer im Innern der Organismen liegenden Entwicklungskraft zwingen würde. Jedenfalls lässt sich die »phyletische Lebenskraft« nur durch Eliminirung beseitigen, durch den Nachweis, dass alle überhaupt vorkommenden Charaktere der betreffenden Erscheinungsgruppe auf andere Ursachen zurückgeführt werden müssen, dass somit für die vorausgesetze phyletische Lebenskraft Nichts zu thun übrig bleibt. Daraus würde die Negirung derselben mit Nothwendigkeit folgen, da man auf die Anwesenheit einer Kraft nicht daraus schliessen kann, dass sie keinerlei Wirkungen ausübt.

Es soll also hier ein solcher Versuch gewagt werden und zwar an der Erscheinungsgruppe der Raupenzeichnung, speciell der Sphingiden-Zeichnung. Die Alternative, welche zu entscheiden wäre, lautete demnach: Ist die Raupenzeichnung ein ursprünglich rein morphologischer Charakter, hervorgerufen durch rein innere Ursachen, durch eine phyletische Lebenskraft, oder ist sie lediglich die Reaktion des Organismus auf äussere Einflüsse.

Die Lösung dieser Alternative wäre dadurch anzustreben, dass man versuchte, alle vorhandnen Zeichnungs-Elemente auf eine der bekannten Umwandlungs-Ursachen zurückzuführen und das Gelingen oder Misslingen dieses Versuchs würde die Entscheidung geben.

Die erste Frage, deren Lösung in Angriff zu nehmen wäre, ist offenbar die, ob die Elemente der Sphingiden-Zeichnung wirklich sind, was sie auf den ersten Blick zu sein scheinen: rein morphologische Charaktere. Sollte sich herausstellen, dass sie alle ursprünglich eine biologische Bedeutung besitzen, so müssten sie von Naturzüchtung abgeleitet werden.

Wenn ich nun dazu schreite, den biologischen Werth der Raupen- und speciell der Sphingidenzeichnung festzustellen, um auf diese Weise zu einem Rückschluss auf die Ableitbarkeit derselben von Naturzüchtung zu gelangen, so wird es unvermeidlich sein, auch die Totalfärbung der Raupen in die Untersuchung hereinzuziehen, weil der Werth der Zeichnung sehr häufig nur in einer Verstärkung der Wirkung der Farbe beruht und nicht verstanden werden kann, ohne Verständniss dieser; nicht selten auch scheint die Wirkung der Zeichnung der der Färbung zu widersprechen, ja sie gradezu wieder aufzuheben, so dass beide Faktoren nothwendig gemeinsam betrachtet werden müssen.

Ich beginne mit der Untersuchung der Total-Färbung und lasse darauf die der Zeichnung folgen.

Biologischer Werth der Färbung.

Schon oft ist auf die grosse Verbreitung schützender Färbungen bei Raupen hingewiesen worden und es ist nicht meine Absicht, dies im Einzelnen hier zu wiederholen. Aber zur Beurtheilung der Wirkung der Zeichnung ist es gut, sich zu erinnern, wie sehr bei diesen vielverfolgten, meist wehrlosen und also sehr schutzbedürftigen Thieren die allerverschiedensten Mittel Anwendung gefunden haben, um sie vor ihren Feinden einigermassen sicher zu stellen.

Schützend gegen feindliche Nachstellungen wirkt die Bedeckung mit stachligen Dornen, wie sie den Raupen vieler Tagfalter (Vanessa, Melitaea, Argynnis-Arten) zukommen, mit Haaren, wie sie viele Spinner besitzen (die sog. Bärenraupen) oder mit langen, steifen Stacheln, wie sie bei den meist tropischen Danaiden vorkommen. Schutzmittel — wenn auch in etwas anderm Sinne — sind dann die auffallend gefärbten (gelbroth), einen stinkenden Saft absondernden Drüsenschläuche, wie sie bei allen Arten aus der grossen Familie der Papilioniden den Raupen im Nacken verborgen sitzen, um dann plötzlich zum Schrecken des Angreifers hervorgeschnellt zu werden, oder wie sie bei den Raupen der Spinnergattung Harpyia in der langen Schwanzgabel liegen (daher der Populärname »Gabelschwänze«),

um dann in ähnlicher Weise plötzlich hervorzuschiessen. Viel verbreiteter noch als die Trutz- und Schreckmittel, sind aber anpassende Färbungen und Formen verbunden mit bestimmten Lebensgewohnheiten.

So bei den Raupen jener Noctuiden, welche das Volk als Ordensbänder passend bezeichnet (die Gattung Catocala und Verwandte); sie fressen das grüne Laub verschiedener Waldbäume, allein nur bei Nacht; bei Tage sitzen sie in den Ritzen der Rinde am Stamme des Baumes und sind in der Färbung, der eigenthümlichen Glätte und dem Glanz der mattgrauen oder bräunlichen Haut, die noch dazu an einigen Stellen mit kleinen Höckern besetzt ist, so vortrefflich der Rinde des Baumes angepasst, dass auch bei Kenntniss dieser ihrer Gewohnheit nur ein scharfes Auge sie zu entdecken vermag.

Die auffallende Aehnlichkeit mancher Spannerraupen mit Holzstückchen ist bekannt, und auch hier kommt eine Gewohnheit der Thiere hinzu, um sie unkenntlich zu machen: die Gewohnheit, sich bei herannahender Gefahr steif zu machen und bewegungslos, wie ein Stückchen Holz vom Aste abzustehen. Sie erinnern in dieser Beziehung an mehrere Schmetterlings-Arten unter den Eulen, z. B. Cucullia Verbasci und vor Allen die Gattung Xylina, die in sitzendem Zustand durch Färbung und Zeichnung ihrer Vorderflügel einem Stückchen trocknen Holzes frappant gleichen und die die Gewohnheit besitzen, wenn sie berührt werden, sich fallen zu lassen, ohne die Flügel auszubreiten, die vielmehr die Beine anziehen und sich todt stellen.

Dass einfache sympathische Färbungen eine sehr weite Verbreitung unter den Raupen haben müssen, zeigt schon die grosse Masse der grün gefärbten Raupen. Man kann gradezu sagen, dass alle Raupen, welche nicht anderweitige Schutz- oder Trutz-Mittel besitzen, sympathisch gefärbt sind.

Dies ist bekannt. Nicht minder auch die Erklärung, welche Wallace für die bunten und auffallenden Färbungen zahlreicher Raupen gegeben hat. Neu aber ist der in den oben gegebenen Beschreibungen der Raupen-Entwicklung enthaltene Nachweis, in welcher Weise der seiner äussern Erscheinung nach bekannte Dimorphismus oder Polymorphismus der Raupen seine Erklärung findet und grade diese Erscheinung ist sehr geeignet,

zu zeigen, einen wie hohen Werth sympathische Färbungen für Raupen besitzen. Es handelt sich hier um eine doppelte Anpassung, wenn auch nicht ganz in der Weise, wie ich es früher vermuthungsweise annahm *). Zuerst geht aus der Entwicklungsgeschichte der Satz hervor, dass alle Sphingiden-Raupen, welche im erwachsenen Zustand dimorph oder polymorph sind, in der Jugend nur einerlei Färbung besitzen. So bleiben die Raupen des Weinschwärmers Chaerocampa Elpenor alle grün bis in das vierte Stadium, dann aber werden die meisten von ihnen dunkler oder heller braun, nur sehr wenige behalten die grüne Färbung. Ganz ebenso verhält sich Ch. Porcellus und die zwar nicht nahe verwandte, aber an den gleichen Orten und der gleichen Nahrungspflanze lebende Pterogon Oenotherae.

Auch bei dieser Art kommt im erwachsenen Zustand die braune Form häufiger vor, als die grüne, beide besitzen zugleich eine complicirte Zeichnung. Die jugendliche Raupe aber zeigt nur eine hellgrüne Färbung und als einzige Zeichnung einen rein weissen Subdorsalstreif. Sie ist so gut dem Epilobium hirsutum und rosmarinifolium angepasst, an dessen Blättern sie lebt, dass sie nur sehr schwer zu entdecken ist.

Nach der dritten Häutung aber wird sie braun und nun fällt sie sehr leicht ins Auge, wenn sie an ihrem Futterkraut sitzt.

Bei allen den genannten Raupen nun sind die braunen Färbungen sympathische, sie sind Anpassungen theils an das Braun des Bodens, theils an dürre Blätter und Stengel. Sobald nämlich die Raupen eine bedeutendere Grösse erreicht haben, halten sie sich am Tage versteckt. Es ist dies eine ganz sichere Beobachtung, die nicht nur hier und da in entomologischen Notizen angegeben wird, sondern von deren Richtigkeit ich mich selbst oft überzeugt habe. Besonders von Ch. Elpenor ist mir aus früherer Zeit sehr wohl erinnerlich, dass die erwachsene Raupe bei, Tage stets ganz unten an den dürren Aesten und welken Blättern der strauchartigen vielästigen Nahrungspflanze, dem Epilobium hirsutum sitzt, und auch, wenn dieselbe an dem ganz niedrigen Epilobium parviflorum lebt, verkriecht sie sich bei Tage in

*) Siehe die Schrift: Ueber den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung. Leipzig 1872, S. 22.

dem Blätter- und Stengelgewirr am Boden. Ganz dasselbe ist mir von Sphinx Convolvuli bekannt, welche blos deshalb schwer zu erhalten ist, auch in Gegenden, wo sie sehr häufig vorkommt.

Als ich einst in der Nähe von Basel am hellen Mittag eine braune Raupe von Pterogon Oenotherae an einem einzelstehenden dürren Stengel von Epilobium rosmarinifolium fand, theilte mir mein Begleiter, der vielerfahrene Schmetterlingsammler Herr Riggenbach-Stähelin mit, dass diese Raupen sich stets am dürren Kraut hielten (bei Tage!), sobald sie braun geworden seien, während sie vorher nur am grünen zu finden seien.

Es ist also wohl unzweifelhaft, dass die Aenderung der Färbung mit einer Aenderung der Lebensgewohnheiten einhergeht.

Welches ist nun aber das Primäre gewesen?

Wenn die hier vertretene Ansicht richtig ist, nach welcher die spätere braune Färbung als sympathische aufzufassen ist, so muss die Art zuerst die Gewohnheit angenommen haben, sich bei Tage an der Erde und am dürren Kraut aufzuhalten, ehe sich die ursprünglich grüne Färbung durch Naturzüchtung in eine braune umwandeln konnte.

Und so muss es in der That auch gewesen sein!

Besonders jene nahe verwandten Arten vermögen hier einige Klarheit zu schaffen, welche im Alter nicht dimorph sind, sondern in allen Individuen dunkel gefärbt. Dahin gehört z. B. Deilephila Vespertilio. Auch bei ihr ist die jugendliche Raupe hellgrün und sitzt bei Tage wie bei Nacht an den Blättern des Krautes, von dem sie frisst. Sobald sie die dunkle Färbung bekommt — nach der dritten Häutung — ändert sie ihre Gewohnheit, verbirgt sich des Tags über am Grunde und frisst nur des Nachts. Sie wird deshalb auch von den Sammlern am liebsten des Abends gesucht oder auch Nachts mit der Laterne.

Der lehrreichste Fall ist aber der von Deilephila Hippophaes. Hier tritt überhaupt keine Umwandlung der Färbung mit dem Alter ein, sondern die Raupe behält das ganze Leben hindurch eine graugrüne Färbung, welche sehr genau der Farbe der Blätter des Sanddorns (Hippophae rhamnoides) entspricht, an welchen die Raupe lebt. Nichtsdestoweniger besitzt auch

diese Art die Gewohnheit, sobald sie eine bedeutendere Grösse erreicht hat, nur Nachts zu fressen, bei Tage sich aber am Fusse ihres Wohnstrauches zu verbergen. Es wird ausdrücklich von den Sammlern angegeben, dass man diese Raupe bei Tage kaum finden könne und empfohlen, sie des Nachts mit der Laterne zu suchen.

Daraus muss denn wohl geschlossen werden, dass die Gewohnheit dieser und anderer verwandten Raupen, sich bei Tage zu verbergen, angenommen wurde, als sie noch die Farbe der Blätter besassen, und dass die Anpassung an die Farbe des Bodens oder dürren Laubes und trockner Strünke erst sekundär erfolgt ist.

Warum aber nahmen diese Raupen eine solche Gewohnheit an, da sie doch durch ihre grüne Farbe auf den Blättern vollkommen geschützt zu sein schienen?

Die Antwort ergibt sich leicht, sobald man sich umsieht, bei welcherlei Raupen diese Gewohnheit überhaupt vorkommt.

Findet sie sich etwa nur bei den Angehörigen der einen Gattung Deilephila, und bei allen Arten dieser Gattung?

Dies ist keineswegs der Fall. Einmal zeigen mehrere Deilephila-Arten die Gewohnheit nicht, so D. Euphorbiae, Galii, Nicaea, Dahlii und dann kommt sie auch bei Arten anderer Gattungen vereinzelt vor. So bei Macroglossa Stellatarum, bei Sphinx Convolvuli, bei Acherontia Atropos.

So muss denn also wohl diese Gewohnheit eine Folge von bestimmten äussern Lebensverhältnissen sein, welche allen diesen Tagschläfern gemeinsam sind. Gemeinsam ist ihnen nun Allen das Leben nicht auf Bäumen mit grossblättrigem oder doch dichtem Laubwerk, sondern auf niedrigen Kräutern oder höchstens auf kleinblättrigen und blätterarmen Sträuchern, wie dem Sanddorn. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich die Gewohnheit der erwachsenen Raupen, bei Tage sich zu verstecken, davon herleite, dass die grüne Farbe sie nur so lange schützt, als sie klein sind, oder genauer, als ihre Grösse die eines Blattes oder Stengelstückes der betreffenden Nahrungspflanze nicht erheblich überschreitet. Sobald sie bedeutend grösser werden, müssen sie trotz ihrer sympathischen Färbung auf-

fallen. So war es denn von Nutzen für sie, sich bei Tage zurückzuziehen und nur bei Nacht zu fressen und sie thaten dies und thun dies noch, auch wenn die sekundäre Anpassung an die Farbe des Bodens etc. noch nicht eingetreten ist. Dies lehrt uns die stets grün gefärbte D. Hippophaes und nicht minder die grüne Form der erwachsenen Raupen von Sphinx Convolvuli, Deil. Elpenor und Porcellus, denn alle diese verstecken sich bei Tage ebenso gut als ihre braungefärbten Artgenossen.

Man könnte mir einwerfen, dass es — wie ich selbst schon solche angeführt habe — Sphingiden-Raupen gibt, welche auf niedrigen kleinblättrigen Pflanzen leben und dennoch bei Tage sich nicht verbergen. Eine solche ist z. B. Deil. Euphorbiae, die in vielen Theilen Deutschlands so gemeine Wolfsmilchraupe. Diese Raupe muss aber zu denjenigen gerechnet werden, welche, sei es wegen schlechten Geschmackes oder aus einem andern später zu erörternden Grunde von Vögeln und andern grösseren Feinden verschmäht werden, zu jenen, von welchen Wallace gezeigt hat, dass es ihnen Vortheil bringt, möglichst auffallend gefärbt zu sein. Ich werde später bei Besprechung des biologischen Werthes der Zeichnung darauf zurückkommen.

Auf der andern Seite aber lässt sich aus den Lebensverhältnissen der auf dicht belaubten Bäumen oder Büschen lebenden Raupen sehr wohl verstehen, dass sie die Gewohnheit bei Tage zu ruhen und vom Baume herabzusteigen, um sich zu verbergen nicht angenommen haben. Sie sind durch ihre grüne Färbung zwischen grossen und zahlreichen Blättern hinreichend geschützt und ich werde später zu zeigen haben, dass die Zeichnung, welche sie an sich tragen, diesen Schutz noch vermehrt.

So beruht denn der Di- oder Polymorphismus der Sphingiden-Raupen nicht auf einer gleichzeitigen doppelten Anpassung, sondern auf der Verdrängung einer alten Farben-Anpassung durch eine neue und bessere, somit auf einer successiven doppelten Anpassung. Die erwachsenen Raupen von D. Elpenor sind nicht deshalb theils braun, theils grün, weil sich ein Theil von ihnen den Blättern, ein anderer Theil dem Boden angepasst hat, sondern deshalb, weil die altererbte grüne Färbung noch

nicht vollständig durch die neuerworbene braune beseitigt und verdrängt ist, weil einzelne Individuen die alte grüne Färbung noch beibehalten.

Wenn ich früher*) schrieb, »dass eine Art sich auf diese oder jene Weise den gegebenen Lebensverhältnissen anpassen kann und es keineswegs blos je *eine* bestangepasste Form für jede Art geben muss« so ist dies zwar theoretisch und im Allgemeinen wohl richtig, nicht aber in seiner Anwendung auf derartige Fälle. Denn eine Vergleichung der bei Tage ruhenden Sphingiden-Raupen zeigt deutlich, dass bei Allen die Tendenz vorhanden ist die grüne Farbe abzulegen und eine düstere dafür anzunehmen, *nur dass dieser Process der Verdrängung des Grünen bei der einen Art weiter vorgeschritten ist, als bei der andern.*

Es ist nicht ohne Interesse, dies im Einzelnen zu verfolgen, da wir dadurch einen Einblick erhalten in die Vorgänge, durch welche *Polymorphismus* überhaupt entsteht, sowie in den Zusammenhang zwischen diesem und blosser Variabilität.

Noch nicht begonnen, oder doch noch in den ersten Anfängen befindet sich der Process bei *Deil. Hippophaes.* Wenn man den Angaben der Autoren trauen darf, so kommt neben der gewöhnlichen grünen Form noch eine seltene silbergraue vor und diese müsste dann als der Beginn eines Umfärbungsprocesses aufgefasst werden. Mir selbst ist diese Form weder unter den 35 lebenden Exemplaren vorgekommen, welche ich mir von dieser seltenen Art verschaffen konnte, noch habe ich sie in Sammlungen gefunden.

Bei *Macroglossa Stellatarum* sehen wir sodann den Umwandlungsprocess in vollem Gange. Eine grosse Menge von Individuen ist noch grün, etwa 35 %; die Anzahl der dunkelgefärbten beträgt 46 %, überwiegt also bereits, und zwischen beiden Extremen stehen etwa 19 % Uebergangsformen, welche allen möglichen Nüancen zwischen Hellgrün und Dunkelschwarzbraun aufweisen, ja selbst ins Braun-Violette und in einzelne Individuen selbst ins Rein-Violette hinüberspielen (siehe die Abbildungen Fig. 3—12). Dass diese Zwischenformen der Kreuzung ihr Dasein verdanken, lässt sich aus ihrer relativ geringen Anzahl schliessen in Verbindung mit der Thatsache, dass alle 140 Individuen meines

*) Ueber den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung. Leipzig 1872. Seite 21.

Versuchs von einer Mutter abstammten. Zum Ueberfluss würde es noch der oben im Einzelnen angeführte Fall beweisen, in welchem eine Raupe grün und braun gescheckt war Fig. 9).

Wie dort bereits angedeutet wurde, wird der Process in der Weise vorrücken, dass die Mittelformen relativ ab-, die dunkeln Individuen relativ zunehmen.

So finden wir es bei Sphinx Convolvuli und fast in ganz gleicher Weise bei Chaerocampa Elpenor. Bei beiden Arten sind die grünen Raupen die seltneren*). Eigentliche Mittelformen zwischen Grün und Braun kommen nicht mehr vor, wohl aber ziemlich verschiedne Schattirungen von Braun, Hellbraun bis Braunschwarz.

Wiederum etwas weiter vorgerückt ist der Process bei Chaerocampa Porcellus und Celerio, sowie bei Pterogon Oenotherae. Bei allen diesen Arten kommt die grüne Form noch vor, aber sie ist so selten, dass wohl nur die wenigsten Sammler sie überhaupt gesehen haben. Die braune Form ist also hier beinahe schon zur Alleinherrschaft gelangt und die einzelnen grünen Individuen, welche zuweilen auftreten, können schon als Rückschlagsformen auf ein älteres phyletisches Stadium angesehen werden.

Aehnlich scheint sich Deil. Livornica zu verhalten, eine Art, deren Raupe indessen so selten beobachtet wird, dass es schwer sein möchte, das Verhältniss zwischen braunen und grünen Individuen annähernd zu bestimmen. Ich selbst habe nur ein einziges grünes Exemplar in der Sammlung von Dr. Staudinger gesehen (vergleiche Fig. 62).

Gänzlich verschwunden ist die grüne Form bei Deilephila Vespertilio, Euphorbiae, Dahlii, Mauretanica, Nicaea und bei Galii. Denn das schwärzliche Olivengrün, welches manche Raupen der letzteren Art besitzen, kann höchstens noch als ein Nachklang an das einstige Hellgrün gelten, was beide Arten in früherer Zeit an sich trugen, und was beide heute noch als Jugendkleid tragen.

---

*) Genaue Zahlenangaben über das Verhältniss der verschiedenen Formen zu einander kann ich leider nicht geben, da ich Sph. Convolvuli nie aus Eiern erzogen habe, Ch. Elpenor aber nicht in hinreichend grosser Anzahl.

Damit ist denn der ganze Process abgeschlossen. Beginnend mit dem Auftreten einzelner dunklerer Individuen führte er zuerst zu grosser Variabilität der Färbung, welche durch Seltnerwerden der Zwischenformen zum Polymorphismus und durch gänzliches Ausfallen derselben zum Dimorphismus hinüberleitete. Indem nun die neue Farbe immer mehr über die alte den Sieg errang, verdrängte sie dieselbe bis zum vollständigen Schwinden und die zuerst variabeln, dann polymorphen, zuletzt dimorphen Raupen der Art, kehrten so wieder zurück zum Monomorphismus.

So sehen wir also hier den Process der Umwandlung unter unsern Augen noch vor sich gehen und es kann durchaus kein Zweifel über die treibende Ursache derselben bestehen. Sobald ein Charakter mit Sicherheit sich als Anpassung herausstellt, besitzen wir keine andre Erklärung für seine Entstehung, als die durch Naturzüchtung. Wenn aber nachgewiesen werden kann — und ich glaube, dass dies geschehen ist — dass nicht nur im Allgemeinen die Raupen häufig sympathische Färbungen besitzen, sondern dass diese Färbungen sogar während des Lebenslaufes ein und derselben Art je nach den äussern Umständen wechseln können, so muss dies gewiss eine sehr hohe Vorstellung von der Macht erzeugen, welche Naturzüchtung auf diese Formengruppe ausübt.

Biologischer Werth der Zeichnung.

Die aufzuwerfenden Fragen sind diese: Hat die Zeichnung der Raupen irgend einen biologischen Werth oder ist sie gewissermassen nur ein Spiel der Natur? lässt sie sich demnach ganz oder theilweise durch Naturzüchtung entstanden denken oder hat Naturzüchtung keinen Antheil an ihr?

Die Frage liegt hier klarer und schärfer zugespitzt vor, als bei irgend einer andern Formengruppe und zwar deshalb, weil es nur ein Entweder — Oder gibt, keine dritte Möglichkeit. Mit andern Worten: Wenn es nicht gelänge, eine bestimmte, biologische Bedeutung der Raupen-Zeichnungen nachzuweisen, so würde zu ihrer Erklärung nur die Annahme einer phyletischen Kraft übrig

bleiben, denn die Erklärung durch direkte Einwirkung der Aussenwelt kann für eine so gesetzmässige Entwicklungsreihe von Formen nicht genügen und die Erklärung durch sexuelle Züchtung bleibt hier von vornherein ausgeschlossen, da wir es mit Larven, mit nicht fortpflanzungsfähigen Thieren zu thun haben.

Die biologische Bedeutung der Zeichnung wird sich — falls sie überhaupt vorhanden ist — am leichtesten dadurch ergründen lassen, dass man Arten und Zustände mit gleicher Zeichnung auf irgend eine Gemeinsamkeit der Lebensverhältnisse prüft, die sodann einen Rückschluss auf die Bedeutung der Zeichnung möglicherweise gestatten wird.

Wir finden bei den Sphingiden vier Hauptformen der Zeichnung. 1) Gänzliche Abwesenheit jeder Zeichnung; 2) Längsstreifen; entweder eine einfache Subdosarllinie, oder daneben noch Stigmastreifen und einen Dorsalstreif; 3) Schrägstreifen; 4) Augenflecken und Ringflecken einzeln, paarweise oder in ganzen Reihen angeordnet.

Sehen wir uns nun um, bei welchen Arten diese vier Zeichnungs-Kategorien überhaupt vorkommen und zwar nicht nur in der kleinen Gruppe der Sphingiden, sondern in der ganzen Ordnung der Schmetterlinge, so ergibt sich Folgendes.

1) Gänzliche Abwesenheit der Zeichnung, bei den Larven andrer Insekten z. B. der Käfer, so häufig, findet sich bei Schmetterlingsraupen nur selten.

Dahin gehören einmal alle Arten von Sesien, (der Gattungen: Sesia, Trochilia, Sciapteron, Bembecia), deren Raupen ohne Ausnahme weisslich oder gelblich gefärbt sind und im Innern der Zweige von Bäumen und Sträuchern zum Theil auch in den Stengeln krautartiger Pflanzen leben. Dann unterirdisch, an den Wurzeln der Pflanzen lebende Raupen, wie Hepialus Humuli an den Wurzeln des Hopfens und H. Lupulinus an denen von Triticum repens. Auch diese entbehren nicht nur jeder Zeichnung, sondern auch der Färbung. Sie sind gelblichweiss, wie die vorhergehenden, offenbar weil sie dem Einfluss des Lichtes entzogen sind. Dementsprechend mangelt die Zeichnung auch den Raupen solcher Kleinschmetterlinge, welche wie Tortrix Arbutana und Pomonana im Innern von Früchten oder wie manche Tineaden

in tragbaren Säcken leben und diese sind dann auch ohne lebhafte Farben, gewöhnlich weisslich.

Aber auch von den auf der Oberfläche von Pflanzen fressenden Raupen der Kleinschmetterlinge besitzen — soweit meine Erfahrung reicht — viele keine Zeichnung in dem oben präcisirten Sinne und zwar sind dies die kleinsten, wie z. B. die grünlichen, in Blättern minirenden Nepticula-Arten. Erst die grösseren Arten besitzen Längsstreifen und Schrägstreifen. Augenflecken kommen bei keiner dieser Raupen vor, ein Umstand der für die biologische Bedeutung dieser Charaktere, wie sie nachher versucht werden soll, von grosser Bedeutung ist.

Die Kleinheit der Raupen an und für sich kann nicht der Grund dieses Mangels sein, denn bei jungen Smerinthus-Räupchen von 1 Cent. Länge sind die Schrägstreifen bereits aufs Schönste ausgeprägt und die Raupen vieler Kleinschmetterlinge überschreiten dieses Maass bedeutend. Die Oberfläche der Raupe, die das Feld darstellt, auf welchem sich eine Zeichnung zu entfalten hätte, ist also nicht absolut zu klein für die Entfaltung einer solchen.

Ausser diesen beiden Kategorien — den kleinsten Microlepidopteren und den im Dunkeln lebenden Raupen — kommt ein völliger Mangel der Zeichnung nur noch in der ersten Jugend zahlreicher Raupen vor. So besitzen alle Sphingiden, deren Entwicklung ich beobachten konnte, unmittelbar nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei noch keine Zeichnung. Bei Manchen tritt sie dann freilich schon sehr bald ein, noch vor der ersten Häutung, bei Andern erst nach derselben.

2) Die zweite Kategorie von Zeichnungen: die Längsstreifung findet sich ausserordentlich verbreitet in den verschiedensten Familien. Sie kommt ebensowohl bei Tagschmetterlingen, als bei Sphingiden, Spinnern, Eulen und Kleinschmetterlingen vor. In allen diesen Gruppen fehlt sie aber auch vielen Arten. Dies spricht schon gegen ihre rein morphologische Bedeutung und lässt vermuthen, sie möge irgend einen biologischen Werth, einen Nutzen für die Erhaltung des Individuums und damit auch der Art besitzen.

Ich finde diesen Nutzen darin, dass Streifen, welche der

Länge nach über die Raupe hinlaufen, dieselbe im Allgemeinen weniger auffallend machen. Natürlich nicht unter allen Umständen! Es gibt auch sehr auffallend gefärbte Raupen, welche Längsstreifen besitzen. Denken wir uns aber eine sympathisch gefärbte, z. B. grüne Raupe, so wird diese schon allein dadurch schwer sichtbar sein, dass sie mit dem Grün der Pflanze übereinstimmt, auf welcher sie lebt. Ist es eine kleine Raupe, d. h. übertrifft ihre Länge und Dicke nicht erheblich die Dicke und Länge der Pflanzentheile, an welchen sie lebt, so wird sie kaum noch besser versteckt werden können, eine Streifung würde ihr kaum noch einen besondern Vortheil gewähren, es müsste denn sein, dass die Theile der Pflanze auch gestreift wären. Ganz anders, wenn die Raupe bedeutend grösser und dicker ist, als jene Pflanzentheile (Blätter, Stengel). Jetzt wird auch die genauest angepasste sympathische Färbung nicht verhindern, dass sie als grosser Körper sich auffällig von den umgebenden Pflanzentheilen abhebt. Einer solchen Raupe nun muss es entschieden vortheilhaft sein, wenn sie streifig wird, denn die Streifen theilen gewissermassen den grossen Raupenkörper in mehrere Längsstücke, sie lassen ihn nicht mehr als Einheit erscheinen, und bewirken so noch besser, als die blosse sympathische Färbung, dass der Blick darüber weggleitet. Dies wird um so mehr der Fall sein, wenn die Streifen in ihrer Farbe und Dicke Theile der Pflanze nachahmen, z. B. die Licht- oder Schattenstreifen, welche durch Kanten des Stengels hervorgerufen werden oder durch lange und scharfe Blattränder.

Wenn nun diese Auffassung richtig ist, so müssen wir erwarten dass die Zeichnung durch Längsstreifen: 1) den kleinsten Raupen fehlt und 2) sich vornehmlich bei solchen Raupen findet, welche an längsgestreiften Pflanzen leben, d. h. an Pflanzen mit dünnen, zahlreich nebeneinander aufspriessenden Stengeln, grasartigen Blättern oder auch an Pflanzen mit nadelartigen Blättern.

Dass das Erstere der Fall ist, wurde bereits ausgesprochen. Die kleinsten Microlepidopteren-Raupen besitzen keine Längsstreifung, auch wenn sie nicht im Dunkeln leben, sondern an der Oberfläche, oder in ganz oberflächlichen Blattgängen (Nepticula etc.), in welchen sie nahezu ebensosehr dem Lichte ausgesetzt sind, als

wenn sie auf der Oberfläche des Blattes lebten. Dass aber schon bei ganz jungen Sphingiden-Räupchen der Subdorsalstreif zuweilen auftritt, erklärt sich — wie oben gezeigt wurde — aus dem allmäligen Zurückrücken der im letzten Entwicklungsstadium erworbenen Anpassungen.

Dass auch das Zweite eintrifft, dass längsgestreifte Raupen zumeist an Pflanzen leben, deren Habitus den Eindruck einer Streifung hervorbringt, kann man leicht feststellen, wenn man eine grosse Reihe sympathisch gefärbter und mit Längsstreifen versehener Raupen auf ihre Lebensweise vergleicht.

So ist es bei den Tagschmetterlingen sehr auffallend, dass beinahe alle Raupen aus der Familie der Satyriden längsstreifige Raupen besitzen. Die Thatsache erklärt sich aber leicht, da alle diese Raupen an Gräsern leben.

So die Raupen der Gattungen Melanargia, Erebia, Satyrus, Pararge, Epinephele, Coenonympha, von denen keine einzige Art — soweit die Raupen überhaupt bekannt sind — die Längsstreifen nicht besässe, aber auch keine Art nicht an Gräsern lebt. Interessant ist auch, dass hier, wie bei gewissen Sphingiden einige Arten braun sind, d. h. dem Erdboden angepasst, während die meisten grün, also dem frischen Grase angepasst sind. Ganz wie dort verbergen sich die braunen Arten bei Tage am Boden und ganz wie dort haben auch einige der grünen Arten bereits dieselbe Gewohnheit angenommen. Ich habe oben die Entstehung dieser Gewohnheit von der zunehmenden Grösse der wachsenden Raupe abgeleitet, welche es mit sich bringen muss, dass die Raupe trotz sympathischer Färbung und Zeichnung schliesslich doch allzu auffällig wird und es liegt eine hübsche Bestätigung dieser Ansicht in dem Umstand, dass nur die grossen Arten der Satyriden braune Raupen besitzen, so Satyrus Proserpina, Hermione, Phaedra u. s. w. Es würde mich auch nicht überraschen, wenn ein genaueres Studium dieser bisher nur selten gezüchteten Arten einen Dimorphismus bei Einzelnen derselben ergäbe, in der Art, wie er bei Sphingiden besteht und ich glaube mit Sicherheit voraussagen zu dürfen, dass die noch ganz unbekannten Jugendzustände dieser braunen Raupen durchweg grün sind, wie dort.

Ausse den Satyriden findet sich noch bei den meisten

Raupen der Pieriden und Hesperiden eine, gewöhnlich weniger scharf ausgesprochene Längsstreifung.

Einige der Pieriden leben an Cruciferen, deren dünne Stengel, schmale Blätter, Blüthenstengel und Schoten lauter Längslinien darstellen, ein andrer Theil aber lebt an Hülsenpflanzen (Lathyrus, Lotus, Coronilla, Vicia), einige Wenige auch an breitblättrigen Büschen (Rhamnus).

Dies scheint der Theorie zu widersprechen. Allein auch auf grösseren Blättern können hellere Seitenstreifen, wie sie z. B. Colias Rhamni besitzt niemals schädlich, sondern nur nützlich sein, wenn sie also als Erbstück übernommen wurden, wird für die Naturzüchtung kein Grund vorliegen, sie wieder zu entfernen. Bei den an Wicken, Kleearten und dergleichen lebenden Raupen aber muss man nicht vergessen, dass ihre Nahrungspflanzen zwar selbst keine Längsstreifung vortäuschen, dass sie aber stets im Grase wachsen, dass also die auf ihnen lebenden Raupen stets zwischen Grasstengeln sich aufhalten, sehr häufig sogar an Grashalmen sitzen, so dass es für sie keine besser schützende Zeichnung geben kann, als Längsstreifen.

Ganz ebenso lässt sich die Streifung der Hesperiden-Raupen verstehen, welche theilweise an Gräsern, meist aber an Kleearten leben.

Es ist nicht meine Absicht alle Schmetterlingsgruppen in dieser Weise hier durchzugehen. Das Gesagte genügt wohl, um darzuthun, dass Längsstreifung wirklich überall da vorkommt, wo man sie erwarten sollte, falls ihr wirklich die biologische Bedeutung zukommt, welche ich ihr zuschreibe.

Dass sie gelegentlich auch zu einer förmlichen Nachäffung bestimmter Pflanzentheile verwendet wird, zeigt das Beispiel mehrerer Spanner z. B. Fidonia Spartiaria, welche auf Ginster (Spartium Scoparium) lebt und deren Längsstreifung täuschend die feinen Kanten des Stengels dieser Pflanze nachahmt.

3) Die Schrägstreifung.

Kann es von irgend einem Nutzen für eine grosse, grüne Raupe, wie z. B. die von Sphinx Ligustri sein, mit lila-weissen Schrägstrichen an den Seiten versehen zu sein? oder gar mit roth-

weissen, oder weiss-schwarz-rothen Schrägstrichen, wie bei Sphinx Tiliae und Drupiferarum? Und liegt hier nicht grade einer jener Fälle vor, welche klar beweisen, dass es auch rein morphologische, für das Leben des Individuums werthlose Charaktere gibt? Spielt nicht die Natur mit Farben und Formen gelegentlich auch einmal zwecklos, oder, wie man es oft poetisch ausgedrückt hat, gefällt sich nicht hier die Natur, dem Reichthum ihrer Phantasie freies Spiel zu lassen?

In der That sieht es auf den ersten Blick so aus. Man könnte fast an der sympathischen Bedeutung der grünen Grundfarbe Zweifel bekommen, wenn man auf ihr bunte Striche angebracht findet, die — so sollte man denken — die gute Wirkung der Grundfarbe wieder aufheben und das Thier höchst auffallend machen.

Und doch ist dem entschieden nicht so, sondern die Schrägstriche haben eine ganz ähnliche Bedeutung wie die oben betrachteten Längslinien. Die Striche dienen dazu die Raupe schwer erkennbar zu machen, indem sie dieselbe — soweit möglich — einem Blatte ähnlich machen; sie sind die Nachahmung der Seitenrippen eines Blattes.

Niemand, der sich mit dem Suchen der Raupen je abgegeben hat, wird dies für solche Fälle bezweifeln, in welchen die Schrägstriche einfach weiss oder grünlich-weiss sind. Wie schwer ist es z. B. die Raupe von Smer. Ocellata an ihrer Nahrungspflanze der Weide zu erblicken. Und dies keineswegs blos deshalb, weil sie die Farbe der Weidenblätter besitzt, sondern nicht minder, weil ihr grosser Körper nicht eine ununterbrochene grüne Fläche darstellt, die sofort von den Blättern abstechen und das suchende Auge auf sich lenken würde, sondern weil dieselbe durch schräge Parallelstriche ganz ähnlich eingetheilt wird wie ein Weidenblatt. Natürlich handelt es sich hier nicht, um eine specielle Nachahmung des Blattes mit allen seinen Einzelheiten, nicht um eine förmliche Verkleidung des Insektes in ein Blatt, sondern nur um die Herstellung von Linien und Zwischenräumen, die nicht wesentlich von der Eintheilung des Blattes durch seine Rippen abweicht.

Dass diese Auslegung die richtige ist, beweist das Vorkommen dieser Zeichnungsform. Sie ist im Ganzen selten, findet sich

ausser bei vielen Sphingiden noch vereinzelt in verschiednen Familien, aber immer nur bei solchen Raupen, die auf Blättern mit Seitenrippen leben, nie bei solchen, welche auf Gräsern, oder auf Nadelhölzern leben.

Dies zeigt sich schon innerhalb der Familie der Sphingiden. In voller Entwicklung finden sich die Schrägstreifen hier nur bei dem Tribus der Smerinthini und Sphingini. Die Smerinthus-Arten leben sämmtlich auf Laubbäumen, auf der Weide, Pappel, Linde, Eiche u. s. w. und besitzen alle die Schrägstriche, zu den Sphingini aber zählt auch die Gattung Anceryx, deren Raupen, soweit wir wissen, auf Nadelhölzern leben.

Die Schmetterlinge dieser Gattung stehen denen der Gattung Sphinx ungemein nahe, nicht nur in Form und Farbe, sondern auch in vielen Einzelheiten der Zeichnung. Die Raupen aber sind sehr verschieden, und diese Verschiedenheit beruht nur darauf, dass die Einen dem Nadel-, die andern dem Laubholz angepasst sind. Die Anceryx-Arten sind — wie oben im Näheren dargelegt wurde — braun mit Grün gemischt, besitzen niemals auch nur eine Andeutung von Schrägstrichen, sondern vielmehr eine aus vielen gebrochenen Linien gemischte Gitterzeichnung, welche äusserst wirksam sie in dem Nadelgewirr und auf der braunen Rinde der Coniferen verbirgt.

Von den auf Blattpflanzen lebenden Sphingini entbehrt keine einzige Art die Schrägstriche. Mir sind von zehn Arten zugleich die Raupe und die Nahrungspflanze bekannt, nämlich von Sphinx Carolina, Rustica, Cingulata, Convolvuli, Quinquemaculata, Prini, Drupiferarum, Ligustri, dann von Dolba Hylaeus und Acherontia Atropos.

Ausser den Sphingiden kommen die Schrägstriche noch bei einigen Tagfaltern vor, nämlich den Raupen der Schillerfalter Apatura Iris, Ilia und Clytie und diese leben auf Waldbäumen (Zitterpappel und Saalweide) und sind schon in ihrem Grün vortrefflich den Blättern angepasst. Ausserdem kenne ich sie von einigen, wenigen Spinnern, nämlich den grossen, grünen Raupen von Aglia Tau und Endromis Versicolora und auch diese leben beide auf Waldbäumen.

Auch bei kleineren Raupen von Noctuinen, Geometriden,

selbst Pyraliden kommen gelegentlich schräglaufende Striche vor, doch in geringerer Länge und andrer Anordnung. Auch dort stellen sie meiner Vermuthung nach Anpassungen dar, doch würde es zu weit führen, genauer darauf einzugehen. Es sei nur noch der ungewöhnlich weitgehenden Anpassung erwähnt, welche die Raupe von Eriopus Pteridis aufweist. Diese kleine Noctuine lebt an Pteris Aquilina, besitzt dasselbe Grün und ahmt durch doppelt gerichtete weisse Schräglinien, welche in spitzem Winkel sich auf jedem Segment kreuzen, die Sporenlinien des Farnkrauts so gut nach, dass man sie nur sehr schwer gewahr wird.

Nach alle Diesem kann es wohl nicht mehr zweifelhaft sein, dass die Schrägstriche der Sphingiden Anpassungen sind.

Aber wie erklären sich die bunten Farbensäume, die bei so vielen Arten die Schrägstriche begleiten?

Ich gestehe, dass ich lange an der Möglichkeit verzweifelte, ihnen irgend einen biologischen Werth zuschreiben zu können. Sie schienen mir nur auffallend, nicht aber schützend und verbergend. Es mag auch wirklich solche Fälle geben, wo die Schrägstriche durch grelle Farbensäume die Raupe auffallend machen, wie ja schliesslich jedes Zeichnungselement durch grelle Farbengegensätze ein auffallendes Aussehen zu Wege bringen könnte. Ich kenne indessen dafür kein Beispiel. In der Regel aber und bei allen ihrer Totalfärbung nach gut angepassten Raupen ist dies sicherlich nicht der Fall, sondern der Farbensaum erhöht die Täuschung, er stellt den Schlagschatten vor, welchen die Blattrippe auf der untern Seite des Blattes wirft, und alle diese Raupen sitzen in der Ruhe nie auf der obern Seite des Blattes, immer auf der untern.

Man wird diese Erklärung im ersten Augenblick vielleicht gewaltsam finden, aber man mache den Versuch, man betrachte eine Raupe von Sphinx Ligustri nicht im Zimmer und dicht vor den Augen, sondern aus einiger Entfernung und im Freien auf ihrer Nahrungspflanze und man wird finden, dass dann das Lila der Farbensäume nicht mehr grell hervortritt, sondern einen Farbenton darstellt, sehr ähnlich demjenigen der Schatten, welche auf den Blättern umherspielen. Die Farbensäume bilden eine wirksamere Unterbrechung der grossen grünen

Fläche des Raupenkörpers, als es weissliche Striche allein zu thun im Stande wären.

Wenn man freilich die Raupe in die Sonne und an einen kahlen Stengel setzt, wird sie auch von fern leicht sichtbar sein, allein die Thiere sitzen niemals derart, sondern stets im tiefen Blätterschatten und dort ist es, wo die Farbensäume ihre eigentliche Wirkung thun. Man werfe mir nicht ein, dass einfach dunkler grüne Grundirung der weissen Schrägstriche denselben Effekt hervorrufen würden und dass deshalb meine Erklärung immer noch die grelle Färbung dieser Säume unerklärt lasse. Allerdings kann ich nicht sagen, warum bei Sphinx Ligustri dieselben Lila, bei Drupiferarum, Prini, wie bei Dolba Hylaeus roth, bei Macrosila rustica schwarz und grün, bei Acherontia Atropos sogar blau sind. Wüssten wir genau auf welchen Pflanzen diese Raupen ursprünglich gelebt haben, so würde vielleicht eine mit dem Auge des Malers gepflogene Vergleichung der auf ihren Blättern spielenden Schatten ergeben, dass in dem einen mehr Roth, in dem andern mehr Blau oder Lila enthalten ist. Die Farbensäume der Sphingiden müssen so betrachtet werden, wie einzelne Pinselstriche eines grossen Meisters in dem Gesicht eines menschlichen Porträts. Ganz in der Nähe betrachtet sieht man da rothe, blaue, ja selbst grüne Flecken und Striche: alle diese in der Nähe auffallenden Farben verschwinden aber, sobald man zurücktritt, sie bringen dann nur noch die Gesammtwirkung eines mit Worten nicht genau zu bezeichnenden Farbentones hervor.

Vollkommen im Einklang mit dieser Erklärung sehen wir die mit den grellsten Farbensäumen versehenen Raupen bei Tage sich in der Erde verbergen und nur in der Abend- und Morgendämmerung, wie auch während der Nacht an ihrer Nahrungspflanze sich aufhalten, d. h. bei einer so schwachen Beleuchtung, dass schwächere Farben überhaupt gar keine Wirkung mehr machen würden, das grelle Blau aber von Acherontia Atropos grade eben noch den Eindruck eines Schlagschattens ohne entschiedne Färbung machen wird.

Grade bei der Kartoffelraupe schien mir früher die Erklärung der Farbensäume durch Anpassung auf unüberwindliche Hindernisse zu stossen und ich glaubte daher, diese Raupe in die Kategorie

derer stellen zu müssen, welche grell gefärbt sind, weil sie einen schlechten Geschmack besitzen und von Vögeln verschmäht werden. Allein auch ohne darüber experimentirt zu haben, muss ich eine solche Auslegung zurückweisen. Zwar kennen wir leider die Ontogenese dieser Raupe noch gar nicht, allein wir wissen wenigstens, dass die jüngeren Raupen (Stadium 4) grünlicher gefärbt sind, als die mehr rein gelben des fünften Stadiums (die aber auch häufig noch schön grün sind) und wir wissen weiter, dass einzelne erwachsene Raupen dunkel braungrau gefärbt sind ohne alle auffallenden Farben. Nach Analogie mit dem oben ausführlich besprochenen Dimorphismus der Chaerocampa- und Sphinx-Arten muss also geschlossen werden, dass auch hier ein neuer Anpassungs-Process begonnen hat, dass die Raupe sich dem Erdboden anpasst, in und auf welchem sie sich bei Tage verbirgt*). Ein Thier aber, welches unzweifelhafte sympathische Färbungen annimmt, kann nicht zu Denen gehören, welche Immunität vor feindlichen Angriffen besitzen.

Dass die Erklärung der Farbensäume als Nachahmung der Schlagschatten der Blattrippen richtig ist, lässt sich noch von einer andern Seite her erhärten.

Nehmen wir einmal an, dieselben seien keine Anpassungen, seien nicht durch Naturzüchtung entstanden, sondern durch die hypothetische phyletische Kraft, so würden wir erwarten müssen, dieselben im Verlaufe der phyletischen Entwicklung irgend einmal auftreten zu sehen, vielleicht zuerst nur bei einzelnen Individuen, dann bei mehreren, schliesslich bei allen, aber gewiss nicht so, dass zuerst einzelne unregelmässige farbige Flecke entstehen, unregelmässig in der Nähe der weissen Schrägstriche angebracht,

*) Die geographische Verbreitung der schwarzen Form deutet darauf hin, dass auch hier eine Verdrängung der gelben (grünen) Form durch die dunkle im Gang ist. Während nämlich im mittleren Europa (Deutschland, Frankreich, Ungarn) die schwarze Variation eine grosse Seltenheit ist, kommt sie schon im südlichen Spanien, wie mir Herr Dr. Noll mittheilt, fast in gleicher Häufigkeit vor, wie die gelbe. Von Herrn Dr. Staudinger aber erfahre ich, dass in Südafrika (Port Natal) die schwarze Form eher die häufigere ist, wenn auch dort noch die goldgelbe, seltner die grüne Form vorkommt. Ich habe sowohl eine Raupe, als mehrere Schmetterlinge aus Port Natal gesehen, die ganz genau mit den unsrigen stimmen. Es scheint also die Verdrängung der grünen (gelben) durch die dem Boden angepasste, schwarze Variation in wärmerem Klima rascher vor sich zu gehen, als in gemässigtem.

dass dann diese Flecken sich vermehren, sich dem weissen Strich anschmiegen, zusammen verschmelzen, um einen immer noch mehr fleckenartig unregelmässigen Saum darzustellen und dass erst ganz zuletzt dieser Saum sich zu einem regelrechten, gleichbreiten Strich gestaltet.

Und doch ist die phyletische Entwicklung der Farbensäume von der letzteren Art. Besonders deutlich geht dies aus der Ontogenese der Smerinthus-Arten hervor, wie oben dargelegt wurde. Bei Sm. Tiliae lässt sich der Entwicklungsgang bis zur Bildung eines immer noch ziemlich unregelmässigen rothen Saumes verfolgen. Vollkommen strichartig wird derselbe erst bei den Sphinx-Arten. Sehr möglich, dass die Ontogenese von Sphinx Ligustri oder Drupiferarum uns den ganzen Process vor Augen führen würde, möglich freilich auch, dass durch Zusammenziehung der Entwicklung bereits Viel von der Phylogenese verloren gegangen ist.

Ich gelange jetzt zur Prüfung der letzten Art von Zeichnung, welche bei den Sphingiden vorkommt, zu den:

4) Augenflecken und Ringflecken.

Augen- und Ringflecke finden sich ausser bei Sphingiden nur bei sehr wenigen Raupen und da wo sie vorkommen — bei einigen tropischen Papilioniden, einzelnen Noctuinen wüsste ich keinerlei Daten über die Lebensverhältnisse und Gewohnheiten der betreffenden Arten beizubringen. Ohne Berücksichtigung dieser Verhältnisse aber ist kein Verständniss zu erreichen.

Unter Augenflecken verstehe ich mit Darwin »einen Fleck innerhalb eines anders gefärbten Ringes, ähnlich der Pupille innerhalb der Iris«, zu dem aber noch weitere »concentrische Zonen« hinzutreten können. Bei den Chaerocampa-Raupen und bei Pterogon Oenotherae, bei denen ächte Augenflecke vorkommen, sind es immer drei Zonen, die den Augenfleck bilden: ein centraler Fleck, die Pupille oder wie ich sie bezeichnet habe: der Kernfleck, darum eine helle Zone, der Spiegelfleck und um diese herum wieder eine dunkle (meist schwarze) Zone: der Hof.

Unter Ringflecken dagegen möchte ich jene Augenflecke begriffen wissen, welche des Kernflecks (der Pupille) entbehren, welche somit, streng genommen, auch nicht ein Auge täuschend nachahmen, sondern auffallende helle Flecke darstellen, welche von dunklem Hof umgeben sind.

Zwischen beiderlei Bildungen aber besteht keine scharfe Grenze und vom morphologischen Standpunkte können sie kaum getrennt werden. Arten mit Ringflecken zeigen bisweilen Kernflecke, und Raupen mit Augenflecken haben in einzelnen Fällen statt einer dunkeln Pupille nur einen blassen Fleck. Wenn ich hier die beiden Bildungen getrennt behandle, so geschieht es deshalb, weil sie auf zwei Gattungen vertheilt auftreten und in jeder derselben ihre besondere Entwicklungsgeschichte besitzen. Die Ringflecken entstehen an andrer Stelle und auf eine andere Weise, als die Augenflecken, es darf deshalb nicht ohne Weiteres angenommen werden, dass sie durch dieselben Ursachen ins Leben gerufen sind, vielmehr müssen sie getrennt auf ihren Ursprung untersucht werden.

Die Augenflecke gehören den Gattungen Chaerocampa und Pterogon, die Ringflecke der Gattung Deilephila an; die Entstehung derselben in jeder dieser Gattungen würde sich nach den oben gegebenen, entwicklungsgeschichtlichen Daten folgendermassen darstellen lassen.

Bei beiden Gattungen bilden sich die Augenflecke (Ringflecke) durch Umwandlung einzelner Stücke der Subdorsale.

Bei Chaerocampa entstehen die primären Augenflecke auf dem vierten und fünften Segment und zwar durch Abschnürung eines gekrümmten Stückchens der Subdorsale, welches zum Spiegelfleck wird und sich mit einem dunkeln Hof umgibt. Erst nachträglich kommt noch ein Kernfleck (die Pupille) hinzu.

Bei Deilephila lehrt die Entwicklung von D. Hippophaes, dass der primäre Ringfleck auf dem Schwanzhorn-Segment (dem elften) entsteht und zwar als Auflagerung eines rothen Fleckes auf die weisse, an dieser Stelle etwas verbreiterte Subdorsale. Erst nachträglich erfolgt dann die Bildung eines dunkeln Hofes und damit die zuerst unvollkommene, dann aber vollständige Abschnürung des Spiegelflecks von der Subdorsale.

Bei beiden Gattungen entstehen die Flecke zuerst lokal, auf

einem oder auf zwei Segmenten und werden erst sekundäre von dort auf die andern übertragen. Bei Chaerocampa hauptsächlich nach rückwärts fortschreitend, bei Deilephila ausschliesslich nach vorwärts.

Es wäre nun zu untersuchen, welche biologische Bedeutung den ächten Augenflecken, wie sie die Chaerocampa-Raupen besitzen, zukommt, eventuell, ob sie überhaupt irgend welche Bedeutung haben?

Soviel ist von vornherein klar, dass diese Augenflecke nicht in die Kategorie jener Zeichnungscharaktere gehören können, welche ihren Träger weniger leicht sichtbar machen. Eher könnten sie die entgegengesetzte Wirkung haben.

Man könnte also versucht sein, die Augenfleck-Raupen zu den »auffallend gefärbten« Raupen zu zählen, welche, wie die Heliconiden, Danaiden und Euploeiden unter den Schmetterlingen einen widrigen Geschmack besitzen und in ihren brillanten Farben gewissermassen den Stempel ihrer Ungeniessbarkeit an sich tragen.

Allein, wenn ich auch nicht durch Versuche gefunden hätte, dass unsere einheimischen Chaerocampa-Raupen thatsächlich von Vögeln und Eidechsen gefressen werden, also jenen Insektenvertilgern kein widerlicher Bissen sind, so liesse sich schon allein aus dem Umstand, dass diese Raupen alle sympathisch gefärbt sind, der Schluss ziehen, dass sie nicht in diese Kategorie gehören. Denn alle sympathisch gefärbten Raupen werden gefressen und überdies könnte unmöglich ein und dieselbe Raupe zugleich nicht auffallend (sympathisch) und zugleich auffallend gefärbt sein; das Eine hebt das Andere auf.

Was können aber die Augenflecken für eine andere Bedeutung haben, als die, das Thier auffallend zu machen?

Hätten wir es mit einem geschlechtsreifen Thier zu thun, so würde man wohl zuerst an die Wirkung geschlechtlicher Zuchtwahl denken und diese Flecke als Gegenstände des Schmuckes auffassen, wie die Augenflecke auf dem Gefieder des Pfauen und Argusfasans. Hier handelt es sich aber um Larven und die sexuelle Züchtung ist somit ausgeschlossen.

Die Augenflecken müssen also entweder eine andere Bedeutung haben, oder sie haben überhaupt gar keine für das Leben des Thiers,

sind rein »morphologische Charaktere« und würden dann — falls sich dies erweisen liesse — ihren Ursprung nur ausschliesslich innern, im Organismus selbst gelegenen Kräften verdanken können, sie würden die Annahme einer phyletischen Lebenskraft sehr nahe legen.

Ich glaube nun, dass die Augenflecke allerdings einen biologischen Werth besitzen und zwar den eines Schreckmittels, sie gehören in die Kategorie jener zahlreich und in den verschiedensten Gruppen des Thierreichs vorkommenden Einrichtungen, welche den Zweck haben, ihren Träger möglichst fürchterlich erscheinen zu lassen.

Es ist bekannt, dass die Raupen der Sphingiden sich in verschiedner Weise benehmen, wenn sie angegriffen werden. Einige, wie z. B. Sphinx Ligustri und Smerinthus Ocellata nehmen bei herannahender Gefahr die sog. Sphinx-Stellung an; werden sie aber dann thatsächlich angepackt, so schlagen sie wie toll nach rechts und links um sich und suchen so nicht nur sich los zu machen, sondern auch ihre Dränger in Schrecken zu setzen. Dies gelingt ihnen denn auch selbst beim Menschen — vor Allem bei Kindern und Frauen — nicht selten, leichter vielleicht, als bei ihren erfahreneren Feinden, den Vögeln.

Die mit Augenflecken versehenen Chaerocampa-Raupen benehmen sich anders. Sie setzen dem Angriff nur Ruhe und Ausdauer entgegen, erheben sich nicht sphinxartig, sondern ziehen nur den Kopf und die drei vordern kleinen Segmente in das grosse vierte zurück, welches dadurch mächtig anschwillt und deshalb von Unkundigen für den Kopf des Thieres gehalten wird. Auf diesem Segment aber stehen die grossen Augenflecken und es gehört wahrlich wenig Phantasie dazu, um in einer solchen Raupe ein fürchterliches Ungeheuer mit feurigen Augen zu sehen, besonders wenn man es sich in der Grösse vorstellt, in welcher es dem Angreifer, einer Eidechse, einem kleinen Vogel, erscheinen muss. Man vergleiche Fig. 28, welche die Raupe von Ch. Porcellus in Vertheidigungsstellung wiedergibt, wenn auch nicht in ganz vollständiger, da die vordern Segmente noch stärker eingezogen werden können.

Natürlich würde dies für einen wissenschaftlichen Beweis nicht genügen. Ich machte deshalb eine Reihe von Versuchen, um fest-

zustellen, ob diese Raupen thatsächlich kleineren Vögeln Schrecken einflössen. Der erste Versuch fiel wenig befriedigend aus. Ein seit Jahren gezähmter Eichelhäher, dem ich eine Weinraupe vorwarf, liess ihr nicht einmal Zeit ihr Manöver zu machen, sondern tödtete sie sofort durch einen derben Schnabelhieb. Der Vogel war seit Jahren gezähmt und gewohnt, auf Alles loszuhacken, was man ihm vorwarf. Vielleicht hätte ein wilder Eichelhäher (Garrulus Glandarius) anders gehandelt, doch wird ein so grosser und muthiger Vogel vor unsern einheimischen Raupen wohl überhaupt nicht viel Respect besitzen.

Ich wandte mich nun an wilde Vögel. Eine grosse braune Weinraupe wurde in den Futtertrog eines offnen Hühnerstalls gelegt, aus dem die Hühner entfernt worden waren. Bald liess sich eine Gesellschaft von Sperlingen und Buchfinken (Fringilla domestica und caelebs) von den benachbarten Bäumen in der Nähe des Trogs nieder, um dort nach gewohnter Weise zu schmarozen. Sehr bald fliegt Einer auf den Rand des Futtertrogs und ist grade im Begriff, in den Trog hineinzuhüpfen, als er die Raupe erblickt, neugierig den Kopf hin und herdreht, aber nicht wagt, hineinzuhüpfen. Bald kommt ein Zweiter und macht es ebenso, dann ein Dritter und Vierter, Andere setzen sich auf die Stangen über dem Trog und zuletzt sitzt eine ganze Gesellschaft von zehn oder zwölf Vögeln rund herum. Alle recken die Köpfe und schauen in den Trog, aber Keiner fliegt hinein.

Ich machte nun die Gegenprobe, entfernte die Raupe und liess die Vögel sich wieder versammeln. Nun hüpften sie lustig im Trog umher.

Ich wiederholte den Versuch öfters, und immer mit demselben Erfolg. Einmal besonders war es deutlich zu erkennen, dass wirklich Schrecken und keineswegs blos Neugierde es ist, was diese Vögel der Raupe gegenüber empfinden. Die Raupe sass aussen vor dem Trog zwischen ausgestreuten Futterkörnern und zwar so, dass sie von der Seite her durch den Trog verdeckt war. Ein Sperling flog nun schräg von oben so herab, dass er die Raupe zuerst nicht sah und sich dicht neben ihr niederliess. Im Moment aber, wo er sie bemerkte, drehte er in sichtbarer Hast um und flog davon.

Dadurch wird nun allerdings nicht bewiesen, dass auch insektenfressenden grösseren Vögeln diese Raupen fürchterlich vorkommen.

Mit solchen Vögeln konnte ich nicht experimentiren, wohl aber liess sich feststellen, dass selbst Hühner eine gewaltige Scheu vor diesen Raupen haben. Ich setzte öfters grosse Weinraupen in den Hühnerhof. Sehr bald wurden sie bemerkt und ein Huhn lief eilig auf sie zu, zog aber den zum Schnabelhieb ausholenden Kopf scheu wieder zurück, sobald es die Raupe in der Nähe erblickte. Nun lief es unschlüssig im Kreise um die Raupe herum, die inzwischen ihre Schreckstellung angenommen hatte, holte zehn und zwanzig Mal zum Schnabelhieb aus, zog aber jedesmal wieder zurück.

Ganz ebenso machten es alle übrigen Hühner und Hähne und es dauerte oft 5 ja 10 Minuten, bis ein besonders herzhafter Hahn endlich den ersten Schnabelhieb wagte, dem dann bald ein zweiter und dritter nachfolgte, bis die Raupe dann, anscheinend mit gutem Appetit verschluckt wurde.

Ich habe diese Versuche immer in Gegenwart mehrerer Personen gemacht, um mich vor allzu subjektiver Auslegung des Geschehenen zu schützen. Aber stets fassten Alle das Benehmen der Vögel so auf, wie ich es hier dargestellt habe.

Wenn nun die Augenflecken der Raupen als Schreckmittel aufzufassen sind, so hebt sich damit die Schwierigkeit ihres Vorkommens auf sympathisch gefärbten Arten. Sie vermindern den Vortheil der sympathischen Färbung nicht, weil sie die Raupe von fernher und ohne dass diese schon die Schreckstellung angenommen hat, nicht auffallend oder überhaupt nur leichter sichtbar machen, sie nützen aber ihrem Träger, sobald derselbe trotz seiner sympathischen Färbung von einem Feinde entdeckt worden ist. Die Augenflecke sind sonach ein zweites Schutzmittel für die Raupe, dessen Wirkung dann beginnt, wenn die der sympathischen Färbung ihren Zweck verfehlt hat.

Damit soll indessen nicht behauptet werden, dass die Augenflecke der Chaerocampa-Raupen immer und überall diese und nur diese Bedeutung für das Leben des Thiers haben. Ein jeder Zeichnungs-Modus kann denkbarer Weise durch Ausführung in stark contrastirenden, grellen Farben den Träger im höchsten Grad auffallend machen und so darf erwartet werden, dass auch ächte Augenflecke bei einzelnen, ungeniessbaren Arten ihre ursprüngliche Bedeutung eines Schreckmittels verloren und zum blossen Widrigkeitszeichen geworden sind. Vielleicht verhält es sich

so bei Chaerocampa Tersa (Fig. 35), deren zahlreiche Augenflecke das Thier wohl sehr leicht sichtbar machen. Ohne dass Versuche darüber angestellt sind, lässt sich indessen keine Vermuthung irgendwie bestimmter aussprechen und es kann ebensowohl sein, dass in diesem Falle die bunten mit hellrothem Kern versehenen Augenflecke die Blüthen der Nahrungspflanze (Spermacoce Hyssopifolia) nachahmen.

Ich erwähne diese Möglichkeiten nur, um daran zu zeigen, wie ein einmal vorhandner, ererbter Zeichnungscharakter, selbst wenn er eine so bestimmte und complicirte Gestalt hat, wie hier, doch sehr wohl unter Umständen von Naturzüchtung in ganz anderm Sinne zu Gunsten des Trägers verwerthet werden kann. Ganz so, wie ein und dasselbe Organ, dieselbe Gliedmasse eines Krusters z. B. im Laufe der phyletischen Entwicklung sehr verschiednen Lebenszwecken dienen kann, bald der Locomotion, bald der Athmung, der Begattung oder der Befestigung der Eier, oder der Nahrungsaufnahme.

Ich gelange zur Untersuchung des biologischen Werthes der unvollständigen Augenflecke oder, wie ich sie nenne, Ringflecke. Wirken auch sie als Schreckmittel, oder sind sie vielleicht nur »Widrigkeits-Zeichen« d. h. eine Signatur, welche die Ungeniessbarkeit ihres Trägers anzeigt?

Ich muss von vornherein bekennen, dass ich hierüber am wenigsten bestimmten Aufschluss geben kann. Die Entscheidung ist nur durch Versuche zu erlangen und zwar durch Versuche mit jeder einzelnen Art, über die man ein Urtheil zu haben wünscht; es ist durchaus nicht statthaft, hier Analogieschlüsse zu machen und von einem Fall auf alle übrigen zu schliessen, denn es ist nicht nur möglich, sondern sogar sehr wahrscheinlich, dass die biologische Bedeutung der Ringflecke eine wechselnde ist, verschieden bei verschiednen Arten. Nur eine grosse Reihe von Versuchen könnte da volle Sicherheit gewähren. Leider mangelte mir bisher dazu das Material. Ich würde die Veröffentlichung dieser Abhandlung um ein Jahr verschoben haben, hätte ich mit Sicherheit voraussehen können, dass dieses Material in genügender Menge sich mir in nächstem Sommer darbieten würde. Leider aber hängt dies immer sehr vom Zufall ab und ich glaubte einen vorläufigen Abschluss dem Hinausziehen ins Unbestimmte

vorziehen zu müssen. Vielleicht gelingt es diesen Zeilen, einen oder den andern Entomologen, dem das Material leichter zugänglich ist, für die Fortsetzung meiner Versuche anzuregen.

Die bisher von Andern angestellten Versuche sind durchaus nicht genügend zur Entscheidung der hier in Betracht kommenden Fragen.

Es ist bekannt, dass Weir*) von einigen »buntgefärbten, auffallenden« Raupen nachwies, dass sie thatsächlich von insektenfressenden Vögeln nicht gefressen werden während Butler**) dasselbe für Eidechsen und Frösche darthat. Leider sind diese Versuche so kurz mitgetheilt, dass nicht einmal die Namen der Arten angeführt sind, mit welchen experimentirt wurde. So kann man nicht wissen, ob etwa darunter auch Raupen von Sphingiden sich befanden und noch weniger welche Arten. Auch ich selbst habe in dieser Richtung einige Versuche angestellt, und zwar mit Eidechsen. Es kam mir dabei zuerst darauf an, mich im Allgemeinen von der Richtigkeit der Behauptung zu überzeugen, dass es: 1) Raupen gibt, die ihres Geschmackes halber nicht gefressen werden und 2) dass solche Raupen eine bunte Färbung besitzen. Ich erhielt positive und im Ganzen sehr bestimmte Resultate. So erfreuen sich z. B. gegenüber Eidechsen einer vollständigen Immunität die Raupen von Gastropacha Neustria, der gelb und blau gestreiften gemeinen Ringelraupe, während die nächsten Verwandten derselben z. B. Gastrop. Lanestris und Pini verzehrt werden, wenn auch nicht grade mit besonderer Vorliebe. Es kann somit nicht in der Behaarung der Grund der Ungeniessbarkeit liegen, denn diese ist bei G. Pini weit stärker, als bei G. Neustria.

Ein sehr entschiednes Resultat ergaben auch die sehr auffallend gelb und schwarz gebänderten Raupen von Euchelia Jacobaeae. Ich brachte dieselben häufig in den Zwinger einer Lacerta viridis, allein niemals wurde eine von ihr auch nur beachtet. Wiederholt sah ich die Raupen der Eidechse über den Körper, sogar über den Kopf kriechen, ohne dass diese nach ihr schnappte. Die Raupen blieben jedesmal mehrere Tage lang im

*) On Insects and Insectivorous Birds, in: Transact. Entomolog. Soc. 1869, pag. 21.

**) Ebendaselbst pag. 27.

Eidechsenzwinger, aber niemals wurde eine vermisst. Ganz ebenso verhielten sich die Eidechsen gegenüber den Schmetterlingen von E. Jacobaeae, kein einziger wurde von ihnen berührt! Auch die gelb und schwarz längsstreifigen Raupen von Phalera Bucephala wurden stets verschmäht und nicht minder die beim Zerdrücken übelriechenden, hellgefärbten Raupen des grossen Kohlweisslings (Pieris Brassicae.)

Grade der letztere Umstand beweist wohl überzeugend, dass die Eidechsen diese Art als ungeniessbar betrachten. In der That besitzen sowohl Raupe als Schmetterling ein auffallend gelb gefärbtes Blut von öliger Consistenz, an dem ich indessen keinen entschiednen Geruch bemerken konnte, wie ein solcher für das Blut der Heliconiden und Danaiden angegeben wird.

Ich stellte nun den Versuch an, eine der E. Jacobaeae möglichst ähnliche Raupe der Eidechse vorzusetzen. Halbwüchsige Raupen von Gastropacha Rubi sind ebenfalls mit gelben (goldgelben), aber schmäleren Querringen versehen, die auf dunkelm Grunde stehen; sie sind aber weit stärker behaart, als die von E. Jacobaeae. Zuerst betastete die Eidechse diese Raupen mit der Zunge, liess aber wieder von ihnen ab, so dass ich schon glaubte, sie würde sie auch verschmähen, später aber frass sie sie dennoch auf.

Ebenso frass sie Raupen von Saturnia Carpini trotz ihrer borstigen Haare und Gabelschwanzraupen (Harpyia Vinula) trotz ihres sonderbaren Aussehens und ihrer Schwanzhörner, war überhaupt kein Kostverächter, sondern verzehrte Regenwürmer und Nacktschnecken in Menge, auch grosse Spinnen, und einmal auch die grosse, mit starkem Gebiss versehene Heuschrecke, Decticus verucivorus.

Thiere aber mit starkem, auch für uns widrigem Geruch wies sie stets zurück; so den scharf riechenden Käfer Chrysomela Populi, so auch den stinkenden Tausendfüsser Julus terrestris, während sie den geruchlosen Lithobius forficatus gern frass.

Ich betone dies besonders, weil es die Vermuthung stützt, dass auch bei den verschmähten Raupen ein für uns zwar nicht immer wahrnehmbarer übler Geruch die Ursache der Ungeniessbarkeit ist.

Die auffallenden Farben sind natürlich nur die »Etiquette« dieser Ungeniessbarkeit, das »Widrigkeitszeichen« und der Versuch mit Gastropacha Rubi zeigt, dass die Eidechsen von vornherein gegen bunte Raupen ein Vorurtheil besitzen, welches sie erst durch genaue Prüfung des grade vorliegenden Falles ablegen. Sehr merkwürdig war mir in dieser Hinsicht die Beobachtung, dass später — nachdem die Eidechse bereits die Erfahrung gemacht hatte, dass es nicht blos widrige Raupen gibt, welche schwarz und gelb gebändert sind, (E. Jacobaeae), sondern auch wohlschmeckende (G. Rubi), sie nun auch zuweilen die Jacobaeae-Raupe mit der Zunge betastete! sie wollte sich überzeugen, ob die Raupe wirklich so sei, wie sie aussehe d. h. ungeniessbar!

Zuweilen, wenn auch nicht häufig trifft auch bei Raupen ein auffallendes Aussehen mit äusserlich schon wahrnehmbarem, penetrantem Geruch zusammen. So bei Papilio Machaon, dem Schwalbenschwanz.

Hier habe ich denn auch niemals den geringsten Versuch eines Angriffes von Seite der Eidechse gesehen. So setzte ich einmal zwei grosse Raupen von Papilio Machaon in den Eidechsen-Zwinger, sie blieben dort fünf Tage lang und verpuppten sich schliesslich unbehelligt an den Wänden des Zwingers.

Ich habe diese Versuche mitgetheilt, obgleich sie bisher noch nicht Sphingiden-Raupen betrafen, um deren Zeichnungswerth es sich hier in erster Linie handelt, weil es mir vor Allem nöthig schien, durch eigne Versuche festzustellen, dass es überhaupt Widrigkeitszeichen bei Raupen gibt.

Ich komme nun zu meinen leider nur sehr spärlichen Versuchen mit Deilephila-Raupen. Ich konnte nur mit zwei Arten experimentiren, mit D. Galii und Euphorbiae.

Deil. Galii wurde beharrlich verschmäht. Eine grosse Raupe der schwarzen und eine der gelben Variation wurden 12 Stunden lang im Eidechsenzwinger gelassen, ohne dass sie auch nur berührt oder untersucht worden wären!

Es scheint also, dass D. Galii für die Eidechse als widriger Bissen gilt. Damit stimmt auch die Gewohnheit der Raupe, sich nicht zu verbergen, sondern auch am hellen Mittag frei an einem Stengel zu sitzen, so dass sie kaum dem suchenden

Blick entgehen kann. Sie ist fast ebenso auffallend als D. Euphorbiae.

Um so überraschender war es mir, zu erfahren, dass diese, die Wolfsmilchraupe, der Eidechse gegenüber sich durchaus keiner Immunität erfreut. Als ich eine grose, 6—7 Cent. lange Raupe in den Zwinger setzte, wurde die Eidechse sofort aufmerksam und sobald die Raupe anfing herumzukriechen, packte sie dieselbe beim Kopf, schüttelte sie heftig und begann sie hinunter zu würgen. Trotz heftigem Winden und Krümmen wurde sie unter zeitweise wiederholtem Schütteln immer tiefer hinabgewürgt und nach weniger als 5 Minuten war die ganze Raupe verschluckt*)!

Auf Eidechsen also wirken die so auffallenden Ringflecke dieser Raupe weder erschreckend, noch werden sie von ihnen als Zeichen der Ungeniessbarkeit betrachtet.

Leider konnte ich bisher mit Vögeln keine Versuche anstellen. Es wäre übereilt, wollte man aus dem Versuch mit der Eidechse schliessen, dass die Ringflecke keinerlei biologische Bedeutung hätten. Es wird kaum irgend ein Schutzmittel geben, welches seinen Träger allen seinen Feinden gegenüber sicher stellt, schützt doch selbst das Gift der gefährlichsten Giftschlangen dieselben nicht vor den Angriffen des Sekretärs und des Schlangenadlers und die Kreuzotter wird bekanntlich vom Igel ohne Umstände gefressen. So wird man auch annehmen müssen, dass manche durch widrigen Geschmack geschützte Thiere doch auch einzelne Feinde besitzen können, für welche dieser Geschmack nicht vorhanden ist. So spricht z. B. gar Nichts dafür, dass bunte Raupen, welche thatsächlich von Eidechsen und Vögeln nicht gefressen werden, zugleich auch von Schlupfwespen verschont würden. Und so liesse es sich sehr wohl denken, dass die Wolfsmilchraupe für Eidechsen, die sie ganz verschlucken, nichts Unangenehmes darböte, während sie vielleicht für Vögel widrig wäre, weil diese sie zerhacken und zerreissen müssen, um sie hinabzuschlingen.

Es ist mir deshalb immer noch am wahrscheinlichsten, dass D. Euphorbiae und ebenso die nahe verwandte D. Dahlii und Mauretanica die auffallenden Ringflecke als Zeichen der Unge-

---

*) Wie oben bereits angeführt, war es nicht die gewöhnliche deutsche Eidechse (Lacerta stirpium), mit der diese Versuche angestellt wurden, sondern die grössere, südeuropäische Lacerta viridis.

niessbarkeit für die Mehrzahl ihrer Feinde an sich tragen. Dafür spricht vielleicht schon die Ernährung von giftigen Euphorbiaceen, noch viel deutlicher aber die allen diesen Arten zukommende Gewohnheit, sich bei Tage nicht zu verbergen, sondern frei und offen dazusitzen, von Weitem schon leicht erkennbar. Besässen sie in ihrer Färbung selbst nicht ein Schutzmittel, so würden sie durch diese Gewohnheit längst ausgerottet sein, statt, wie thatsächlich der Fall ist, an allen den Orten, wo sich günstige Lebensbedingungen für sie finden zu den häufigsten Sphingiden zu gehören. So findet sich D. Euphorbiae im südlichen wie im nördlichen Deutschland (z. B. bei Berlin), in sehr grosser Anzahl und Dr. Staudinger theilt mir mit, dass ihm auf Sardinien die Raupen von D. Dahlii korbweise zugetragen worden seien.

Wenn aber auch bei vielen Deilephila-Arten die contrastirenden Ringflecke (natürlich in Verbindung mit der übrigen bunten Färbung) als Widrigkeitszeichen anzusehen sein mögen, so schliesst dies doch keineswegs die Möglichkeit aus, dass sie bei einigen Arten eine andre Rolle spielen und etwa als Schreckmittel wirken, ja es scheint mir sogar ganz wohl denkbar, dass sie bei ein und derselben Raupe gegenüber verschiednen Feinden beide Rollen spielen und es wäre gewiss von Interesse, durch Versuche diese Vermuthung zu bestätigen oder zu widerlegen.

Als Schreckmittel mögen sie, gewissen Feinden gegenüber, schon bei der hellgelben Variation der Raupe von D. Galii dienen und gewiss noch mehr bei D. Nicaea, deren Schlangenähnlichkeit schon früheren Beobachtern aufgefallen ist*)

So können auch bei jenen Deilephila-Arten, welche sich bei Tage verbergen, die Ringflecken nicht als Widrigkeitszeichen aufgefasst werden, sondern sie müssen eine andre, wenn überhaupt eine Bedeutung haben. So bei D. Vespertilio, welche sowohl in der Jugend, als im Alter sympathisch gefärbt ist und D. Hippophaes, bei der dieselbe Gewohnheit des Versteckens mit sympathischer Färbung zusammentrifft.

Scheint es auch bei der erstgenannten Art denkbar, dass die

*) So sagt Boisduval über diese an Euphorbiae Esula und verwandten Arten in der Provence lebenden Raupe: „Sa ressemblance avec un serpent et sa couleur tranchée permettent, de la découvrir aisément". Dies wurde 1843 geschrieben, also lange ehe man an Naturzüchtung dachte.

zahlreichen, grossen Ringflecke kleineren Feinden Schrecken einflössen, so kann über die Richtigkeit einer solchen Vermuthung doch nur das Experiment entscheiden.

Bei D. Hippophaes dagegen ist eine solche Deutung von vornherein zurückzuweisen, da hier bei den meisten Individuen nur ein einziger Ringfleck vorhanden ist, dieser aber durchaus keine Aehnlichkeit mit einem Auge besitzt.

Ich habe lange vergeblich nach einer Bedeutung dieses Fleckes gesucht und grade hier wäre die Erkenntniss derselben von grossem Werthe, weil wir in ihm offenbar den Beginn der ganzen Ringfleckentwicklung vor uns haben, die Anfangsstufe, von welcher die Zeichnung aller andern Deilephila-Arten ausgingen.

Ich glaube jetzt die richtige Lösung des Räthsels gefunden zu haben, leider zu einer solchen Jahreszeit, wo ich sie durch das Experiment zu erhärten ausser Stande bin.

Ich halte die Flecken für eine unbestimmte Nachahmung der Beeren der Nahrungspflanze! Dieselben sind orangeroth und genau von derselben Farbe sind die Flecken; die Farbenübereinstimmung zwischen Beeren und Flecken ist genau ebenso vollkommen, wie die zwischen den Blättern und der Gesammtfärbung der Raupe. Ich kenne aber keine Raupe, welche genauer die Blätter ihrer Nahrungspflanze in der Farbe nachahmt, und zwar entsprechen sich die dunklere Oberseite und die hellere Unterseite bei Blättern und Raupe und das Grün des Sanddorns ist kein gewöhnliches, helles Blattgrün, sondern ein Graugrün, wie es bei Raupen sonst gewiss nur selten vorkommt. Ich will auch ausdrücklich bemerken, dass ich wiederholt Personen die grossen, dicken Raupen und zwar 6—8 auf einmal auf einem Zweig des Sanddorns gezeigt habe, ohne dass dieselben sie gleich zu erblicken im Stande waren. Es ist somit keine blosse Vermuthung, sondern eine Thatsache, dass diese Art durch ihre Totalfärbung Schutz erlangt.

Die orangerothen Flecke aber scheinen zuerst eher geeignet, diesen Schutz wieder zu vermindern, so wenigstens, wenn man die Thiere auf junge Triebe setzt, die keine Beeren tragen. Da nun aber zu derselben Zeit, in welcher die Beeren sich roth färben (Ende Juli — Anfang August) die Raupen im letzten Stadium der Entwicklung sich befinden, d. h.

mit rothen Flecken versehen sind, so ist wohl die Vermuthung, dass diese eine vage Copie der Beeren darstellen, sehr nahe liegend. Aus demselben Grunde, aus welchem diese Raupen die Gewohnheit erlangt haben nur in der Abend- und Morgendämmerung, sowie bei Nacht zu fressen, bei Tage aber sich zu verbergen, aus demselben Grund muss es auch vortheilhaft für sie sein, wenn die Oberfläche ihres grossen Körpers nicht blos durch weissliche Streifen getheilt erscheint, sondern auch noch in andrer Weise unterbrochen wird. Und wie könnte dies wirksamer geschehen, als durch zwei Flecken, welche in ihrer Farbe und auch in ihrer Stellung an die gruppenweise den Stengeln ansitzenden rothen Beeren erinnern? Beim Fressen heftet sich das Thier mit dem Hintertheil stets einem Zweig an und nur das Vordertheil streckt sich mehr oder weniger vom Zweig ab, dem Blatte parallel; die rothen Flecke werden also immer am Zweige stehen, wo auch die Beeren sitzen, ja ich möchte fast vermuthen, dass die geringen Fortschritte, welche die Bildung sekundärer Ringflecke auf den übrigen Segmenten bis heute gemacht hat, eben darin ihren Grund hat, dass solche Beerenflecke an andern Stellen der Raupe eher schädlich als nützlich sind.

Wie kann aber, so wird man fragen, die Nachahmung rother Beeren, welche sicherlich so gut wie alle andern Beeren von Vögeln gefressen werden, nützlich sein für eine Raupe? Sie wird eher dadurch ein Gegenstand der Aufmerksamkeit für ihre Feinde werden.

Darauf ist zweierlei zu antworten. Erstens, dass solcher Beeren an einem Busche sehr viele sind, dass somit die Wahrscheinlichkeit sehr gering ist, dass grade der kleinere und weniger augenfällige Beeren-Fleck vor wirklichen Beeren den Vögeln in die Augen stäche und zweitens, dass die Beeren zwar beginnen sich roth zu färben, wenn die Raupen heranwachsen, ihre volle Reife aber erst im Herbst erlangen, wenn die Blätter fallen und die gelbrothen, haufenweise zusammenstehenden Beeren weithin zu sehen sind. Zu dieser Zeit aber sind die Raupen längst verpuppt.

Ich habe diesen einzelnen Fall so ausführlich behandelt, weil er mir von besonderer Wichtigkeit scheint. Er ist der einzige Fall, der uns lehrt, dass die Ringfleck-Reihen der Deilephila-Raupen von einem einzigen Fleckenpaar ausgegangen sind, der einzige, der uns gestattet, die Wurzel der ganzen Entwicklungs-

reihe aus Licht zu ziehen. Gelang es hier, die Ursache der Bildung klar zu legen, so war damit die ursprüngliche, primäre Bedeutung klar gelegt.

Ich fasse kurz die Ergebnisse der Untersuchung über den biologischen Werth der Deilephila-Ringflecke zusammen.

Dieser Werth ist bei den heute lebenden bekannten Deilephila Arten ein verschiedner.

Bei einigen Arten (Galii sicher, wahrscheinlich auch Euphorbiae und Mauretanica) bilden die auffallenden Flecke ein Widrigkeitszeichen für gewisse Feinde (nicht für alle!).

Bei einer zweiten Artengruppe haben sie die Bedeutung einer Schreckzeichnung, wie die Augenflecke der Chaerocampa-Raupen (Nicaea? helle Form von Galii?) Endlich bei einer dritten Gruppe, für die ich für jetzt nur Hippophaes anführen kann, beruhen sie auf schützender Nachahmung eines Pflanzentheils und verstärken die Wirkung der sympathischen Färbung.

5. Untergeordnete Zeichnungscharaktere.

Wenn es aus Vorstehendem sich ergeben hat, dass alle drei Hauptelemente der Sphingiden-Zeichnung, Längsstreifen, Schrägstreifung und Fleckenbildung keine rein morphologischen Charaktere sind, sondern dass sie eine ganz bestimmte Bedeutung für den Träger haben, so würde Nichts im Wege stehen, die Entstehung der gesammten Sphingiden-Zeichnung auf Naturzüchtung zurückzuführen, falls diese drei Elemente wirklich die einzigen wären, welche vorkommen.

Es zeigen sich aber bei verschiednen Arten noch andere Formen von Zeichnung, die ich als »untergeordnete Zeichnungs-Charaktere« zusammenfassen und einige davon herausgreifen will, um an ihnen zu zeigen, auf welche Ursachen sie sich beziehen lassen.

Ich rechne hierher z. B. jenes feine Netzwerk dunkler Längsstrichelchen, welches öfters die ganze Oberseite der Raupe überzieht und welches man als »Rieselung« bezeichnet. Dieser Charakter findet sich hauptsächlich bei den erwachsenen Chaerocampa-Raupen und zwar am stärksten bei der braunen Varietät,

kömmt aber auch bei Deilephila Vespertilio und in ähnlicher Weise bei Pterogon Oenotherae und Sphinx Convolvuli vor. Soweit mir bekannt, kommt sie nur bei sympathisch gefärbten und zwar bei solchen Raupen vor, welche sich zeitweise am Grunde der Pflanze, im Gewirr trockner Stengel und Blätter aufhalten.

Ich sehe in ihr keine bestimmte Nachahmung, sondern nur eines der verschiedenen Mittel, die grosse, gleichmässige Oberfläche der Raupe zu unterbrechen, sie ungleich zu machen und dadurch weniger auffallend. Ihre Zurückführung auf Naturzüchtung kann kaum zweifelhaft sein.

Es gibt aber noch eine zweite Gruppe von Zeichnungs-Elementen, die auf eine andere Quelle zu beziehen sind. Dahin gehören z. B. jene hellen Punkte bei Chaerocampa Porcellus und Elpenor, die ich oben als Rückenpunkte bezeichnet habe. Ich weiss keine andere Erklärung für sie, als dass sie nothwendige Folge anderer Neubildungen sind, dass sie auf Correlation beruhen (Darwin), oder — wie ich mich ausdrücken möchte — dass sie ein Ausfluss der in dem specifischen Organismus dieser Arten herrschenden Bildungsgesetze sind.

Während man sich hier auf die blosse Vermuthung beschränkt sieht, die betreffenden Charaktere möchten der Ausfluss innerer Bildungsgesetze sein, gelingt es bei ganz ähnlichen Bildungen einer andern Art die Abhängigkeit von solchen Gesetzen nachzuweisen.

Bei Sphinx Convolvuli zeigen manche der dunkeln Exemplare weissliche Punkte auf den Segmenten 6—11 und zwar je einen am Vorderrand jedes dieser Segmente in der Höhe der völlig verschwundenen Subdorsallinie (Fig. 52).

Diese Punkte variiren sehr in Grösse, Helligkeit und Schärfe der Begrenzung. Es möchte sich nun schwerlich irgend eine biologische Bedeutung für diese Punkte herausfinden lassen, ihre Herkunft wird aber sofort klar, sobald man hellere Individuen vergleicht, bei welchen die weisslichen Schrägstriche an den Seiten deutlich erhalten sind und die Subdorsale wenigstens auf den fünf oder sechs vordern Segmenten. Man erkennt dann, dass die Punkte an der Kreuzungsstelle der Subdorsale und der Schrägstreifen stehen (Taf. I. Fig. 16). Ihre Erklärung

ergibt sich sonach daraus, dass grade an diesen Stellen die Neigung des Organismus, helles Pigment abzulagern doppelt so gross sein muss, als an den andern Stellen der beiden hellen Liniensysteme; es bilden sich also helle Flecke auch dann noch, wenn die Linien, welche sich hier kreuzen, in ihrem übrigen Verlauf halb oder ganz erloschen sind.

Hier ist somit ein Zeichnungscharakter rein nur durch innere Bildungsgesetze hervorgerufen und zwar durch Aufeinandertreffen zweier, rudimentär gewordener älterer Charaktere. In ähnlicher Weise werden viele andere unbedeutende Einzelheiten der Zeichnung aufgefasst werden müssen, wenn es auch nicht möglich ist, für jedes Fleckchen und Strichelchen den speciellen Nachweis dafür anzutreten. Der grösste Theil aller »untergeordneten Zeichnungscharaktere« beruht auf der Vermischung ererbter, aber bedeutungslos gewordener Charaktere untereinander und mit neuentstandenen.

Es wäre überhaupt ganz verkehrt, nur solche Charaktere auf Naturzüchtung zu beziehen, welche bei der Art, welche sie besitzt, nachweislich noch einen biologischen Werth haben. Sie können sehr wohl nur ererbt sein. So wäre es wohl möglich, dass die matten und wenig in die Augen fallenden Ringflecke von Deil. Vespertilio heute ohne Werth für das Leben der Art sind, sie können von einer Stammform übernommen sein und nur deshalb von Naturzüchtung nicht entfernt, weil sie unschädlich sind. Doch führe ich dies nur als hypothetisches Beispiel an.

Für die zweite Zeichnungsform der Sphingiden, die Schrägstreifung lässt sich eine Vererbung auf spätere phyletische Entwicklungsstufen nachweisen, obgleich sie dabei den ursprünglichen biologischen Werth einbüssen.

So scheinen die Chaerocampa-Raupen, als sie noch zeitlebens grün und den Blättern angepasst waren, durchweg helle Schrägstreifen, als Nachahmung der Blattrippen besessen zu haben. Wenigstens zeigen alle Arten von altem Habitus diese Schrägstreifen, so Ch. Syriaca (Fig. 29), Darapsa Choerilus (Fig. 34) und ebenso die hellgrüne Jugendform von Ch. Elpenor (Fig. 20) und Porcellus (Fig. 25 u. 26).

Bei diesen Letzteren wird nun später die Anpassung an die Blätter aufgegeben und eine dunkle, braune oder schwarzbraune

Totalfärbung angenommen. Trotzdem schwinden die Schrägstreifen nicht, sondern zeigen sich besonders im vierten, oft auch noch im fünften Lebensstadium noch als deutliche, wenn auch nicht grade so scharf wie früher begrenzte lehmgelbe Streifen, die freilich jetzt sehr variabel sind, entsprechend dem geringen biologischen Werthe, den sie beanspruchen können, denn sie nützen nur noch insofern, als sie die grosse Oberfläche der Raupe coupiren helfen, nicht aber mehr durch Nachahmung der umgebenden Gegenstände.

Ganz ähnlich verhält es sich mit den Schrägstreifen bei Sphinx Convolvuli, von deren Jugendzustand man mit Sicherheit voraussagen kann, dass er scharfe, helle Schrägstreifen besitzen wird, da dieselben in mehr oder weniger deutlichen Resten allen ausgewachsenen Raupen der Art zukommen, besonders den grünen. Ueberhaupt beruht die ganze Zeichnung dieser Raupe wesentlich auf einer Mischung von Reminiscenzen aus früherer Zeit, aus Resten der Subdorsale und der Schrägstreifen, beide ausserordentlich variabel, zu denen dann noch eine neue Anpassung, die schwarze Rieselung der Grundfarbe hinzukommt, Letzteres aber nur bei der phyletisch jüngeren braunen, gar nicht oder doch nur schwach angedeutet bei der alten grünen Form!

Einwürfe zu Gunsten einer phyletischen Lebenskraft.

Es wurde im vorigen Abschnitt dargelegt, dass alle drei Zeichnungs-Elemente der Sphingiden-Raupen ursprünglich eine bestimmte Bedeutung für das Leben der Art hatten, bei welcher sie zuerst entstanden, dass sie auch heute noch bei den meisten Arten, welche sie besitzen von einem bestimmten, wenn auch zuweilen andern Nutzen für ihren Träger sind und es würde somit von dieser Seite her kein Hinderniss entgegenstehen, sie durch Naturzüchtung entstanden aufzufassen.

Wenn man aber die Erscheinungen im Ganzen überblickt, so ergibt sich Einiges, was mit einer solchen Auffassung völlig unvereinbar erscheint.

Den gewichtigsten Einwurf bietet die Gattung Deilephila.

Die Reihe von Ringflecken, welche fast alle heute lebenden

Arten in grösserer oder geringerer Ausbildung besitzen, hat sich aus einer einfachen Subdorsallinie entwickelt. Es könnte deshalb nicht überraschen, wenn wir eine Art vorfänden, welche noch ohne Ringflecke blos diese Linie als einziges Zeichnungselement besässe. Wenn es sich bei D. Hippophaes so einfach verhielte, würde die Annahme, dass diese*) Art die Stammform der übrigen Arten sei, keinerlei theoretische Schwierigkeiten mit sich führen.

Man würde sagen, dass erst eine spätere Art die Ringflecke durch Naturzüchtung aus der Subdorsale entwickelt und auf alle nachfolgenden, noch jüngeren Arten vererbt habe.

Nun besitzt aber D. Hippophaes in einzelnen Individuen kleine, zum Theil ganz wohl entwickelte Ringflecke auf mehreren Segmenten! Die Ringflecken-Reihe ist bei ihr in der Entwicklung begriffen! Die übrigen, phyletisch weit jüngeren Arten können die Ringflecke nicht von ihr geerbt haben, da sie sie selbst nur selten und als ersten Versuch besitzt, sie müssen also — so scheint es — selbstständig und unabhängig von den Ringflecken der andern Arten bei ihr entstanden sein. Wenn dies aber der Fall wäre, wie würden wir beweisen können, dass nicht auch bei den übrigen Arten das Auftreten der Ringflecke selbstständig geschah, und wenn bei einer grösseren Anzahl von Arten derselbe Charakter sich zeigt, ohne auf Vererbung von einer gemeinsamen Stammform zu beruhen, wie könnte man dies anders deuten, denn als den Ausfluss einer in diesen Arten liegenden Kraft, gleiche Variationen hervorzubringen und was wäre diese anders, als die »bestimmt gerichtete Variation« Askenasy's d. h. eine phyletische Lebenskraft?

Die einzige Auskunft aus dieser Bedrängniss würde etwa in dem Nachweis zu finden sein, dass D. Hippophaes in früherer Zeit schon Ringflecken besessen, dieselben aber später wieder theilweise oder ganz verloren habe, dass also die zuweilen bei ihr vorkommenden Ringflecke auf Rückschlag beruhten. Die Ontogenese lehrt aber, dass dies nicht der Fall ist, da die jüngere Raupe nicht etwa zahlreichere und deutlichere Ringflecke besitzt,

*) Oder eine andere, ausgestorbene, aber analog gezeichnete Art!

sondern derselben vollständig entbehrt mit einziger Ausnahme des elften Segmentes, auf dem sich ein rother Fleck befindet, der aber auch weit schwächer ist, als im letzten Stadium.

Die Lösung des Räthsels ist in dieser letzterwähnten Thatsache verborgen. Die Voraussetzung des ganzen Raisonnement war unrichtig, der eine rothe Fleck auf Segment 11 ist ebenfalls ein Ringfleck, und zwar der wichtigste von allen, weil der primäre, der zuerst entstandene. Diesen besitzen nun aber alle Individuen ohne Ausnahme, dieser erste Ringfleck ist nützlich und somit durch Naturzüchtung hervorgerufen, er wird nicht ererbt, sondern bei dieser Art neu erworben sein. So wenigstens, wenn meine oben gegebene Deutung dieser Flecke richtig ist.

Dieses primäre Fleckenpaar konnte nun von dieser Art auf spätere Arten durch Vererbung übertragen werden. Da aber bei jedem segmentirten Thier die Neigung vorhanden ist, die Eigenthümlichkeiten eines Segmentes auf den übrigen zu wiederholen, so muss diese Wiederholung bei den späteren Arten immer reichlicher und vollständiger eingetreten sein, und dies um so mehr, wenn der Process der Wiederholung durch Naturzüchtung begünstigt, wenn die Reihe von Ringflecken, welche auf diese Weise entstand, in irgend einer Weise zum Nutzen der Art verwendet werden konnte.

Auch bei Hippophaes selbst muss die Neigung vorhanden sein, sekundäre Ringflecke hervorzubringen, und wir sehen ja thatsächlich bei einem Bruchtheil der Individuen eine mehr oder minder lange Reihe solcher Sekundärflecken auf sehr verschiedner Entwicklungshöhe. Wenn dennoch die Ringfleck-Reihe sich nicht zu einem constanten und wohlentwickelten Charakter erheben konnte, so findet dies seine einfache Erklärung in dem Umstande, dass ein solcher die Existenz der Art gefährdet haben würde.

Es liegt also in diesem Falle durchaus keine Nöthigung zur Annahme einer phyletischen Lebenskraft. Grade die Ringflecken der Gattung Deilephila geben uns vielmehr eine vortreffliche Handhabe, eine Thatsache zu verstehen, welche andernfalls sehr zu Gunsten einer phyletischen Kraft vorgebracht werden könnte: die strenge Gesetzmässigkeit in der Entwicklung der Raupenzeichnung.

Ehe ich durch das Studium der Hippophaes-Zeichnung und

-Entwicklung zu der Entdeckung geleitet worden war, dass die Deilephilaflecken nur auf einem Segment entstanden und von da aus sekundär auf die übrigen übertragen wurden, erschien mir diese erstaunliche Gesetzmässigkeit ein unverständliches Räthsel, welches sich nur durch die Annahme einer phyletischen Kraft lösen liesse.

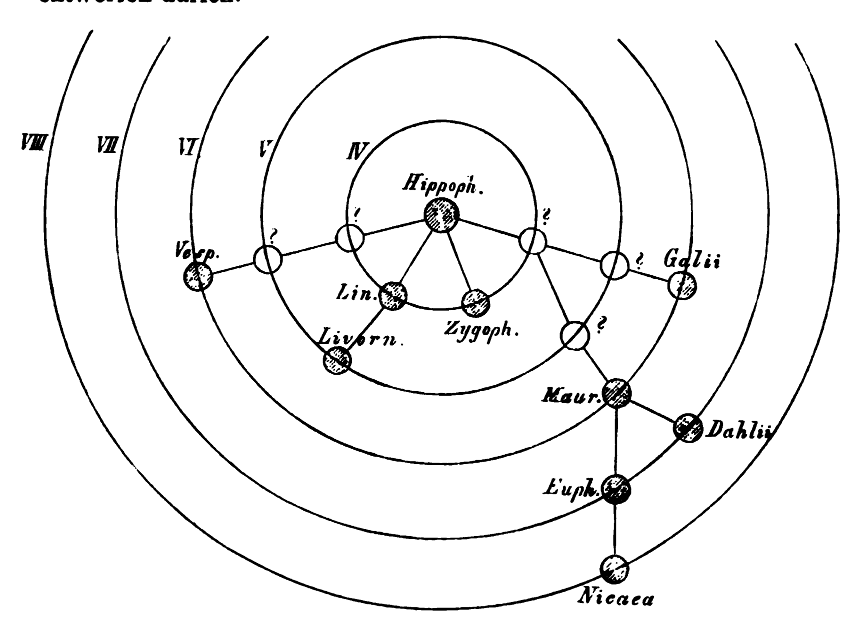
Man versuche nur einmal, für die zehn hier besprochenen Arten einen Stammbaum zu construiren, basirt auf die Voraussetzung, dass die Fleckenreihen selbst ererbt worden seien, wo sie überhaupt vorkommen, nicht blos die Tendenz zur Hervorbringung derselben durch Uebertragung des einen ursprünglich ererbten primären Fleckens auf die übrigen Segmente!

Es wird nicht gelingen; man muss den grössten Theil der Arten in eine Reihe ordnen, weil stets die eine Art eine Zeichnungsform als fertiges Kleid trägt, die bei der folgenden als Jugendkleid auftritt. Ist es aber sehr unwahrscheinlich, dass neun verschiedene, direkt aus einander hervorgegangene Arten gleichzeitig neben einander leben, so lässt sich vollends eine Art, D. Vespertilio, gar nicht in diesen Stammbaum einfügen, da sie einen Charakter entbehrt, der allen andern zukommt: das Schwanzhorn! Dasselbe fehlt schon im dritten Lebensstadium bei ihr, muss also schon in sehr früher Zeit der phyletischen Entwicklung verloren gegangen sein, und wir dürfen sie deshalb nur mit der ältesten, bekannten Art genetisch in Verbindung denken. Nun besitzt sie aber ganz dieselben Entwicklungsstufen der Zeichnung, wie die übrigen Arten! Wäre demnach die Ringfleckreihe als solche durch Vererbung übertragen worden, so wäre die Existenz einer hornlosen Art mit Ringflecken ein unverständliches Räthsel und würde für die Annahme paralleler Entwicklungsreihen sprechen, die dann wiederum kaum eine andre Erklärung finden könnte, als die durch »bestimmt gerichtete Variation«. Es liegt hier einer jener Fälle vor, wie sie schon öfters von Anhängern der phyletischen Lebenskraft für ihre Ansicht geltend gemacht worden sind.

Die Auflösung solcher Fälle, d. h. ihre Zurückführung auf die bekannten Umwandlungsursachen ist niemals leicht, weil sie ohne genaue Kenntniss der Ontogenese vieler Arten, sowie der ursprünglichen Bedeutung der in Frage kommenden Charaktere nicht möglich ist. In diesem Falle der Deilephila-Raupen aber gelingt dieselbe. Es liegen hier allerdings parallele

Entwicklungsreihen vor, aber sie beruhen nicht auf der unbekannten phyletischen Lebenskraft, sondern *auf den aus ihren Wirkungen wenigstens bekannten innern Bildungsgesetzen des segmentirten Organismus.* Weil Charaktere *eines* Segmentes die Neigung haben, sich auch auf den andern zu wiederholen, darum können von einer Stammform aus, welche nur auf *einem* Segment Ringflecke besass, mehrere Entwicklungsreihen ausgegangen sein, welche alle unabhängig von einander, Ringfleck*reihen* hervorbrachten.

Wir werden deshalb etwa das folgende Bild eines Stammbaumes entwerfen dürfen.



Möglicher Stammbaum der Gattung Deilephila.

Die Kreise bezeichnen die phyletischen Stadien IV—VIII.; das achte wird nur von *Nicaea* erreicht und unterscheidet sich vom *siebten* hauptsächlich durch die Ontogenese, in deren *drittem* Stadium schon die siebte phyletische Stufe erreicht wird, während bei *Euphorbiae* und *Dahlii* erst im vierten. Die mit Fragezeichen bezeichneten phyletischen Stationen sind ausgestorben und nur durch die Ontogenese der lebenden Arten bekannt. Es versteht sich, dass dieser Stammbaum nur die *formalen* Beziehungen der Arten zu einander ausdrücken soll, nicht die *realen*. So wäre es möglich, dass nicht Hippophaes die Stammform der übrigen Arten wäre, sondern eine unbekannte oder ausgestorbene Art, *die jedoch dieselbe Zeichnung besessen haben muss* u. s. w.!

Hier gehen vier Parallelreihen von der Stammform Hippophaes aus, es könnten ihrer auch fünf gewesen sein, vielleicht auch nur drei. Bei dem lückenhaften Zustand unsrer ontogenetischen Kenntnisse lässt sich darüber nichts Sicheres aussagen, es ist aber auch für den Punkt, der hier in Betracht kommt, ganz gleichgültig. Die Entfernung von dem Mittelpunkt (der Stammform) gibt die phyletische Entwicklungsstufe an, auf welcher die betreffende Art heute steht.

Ein zweiter Fall ist nicht minder lehrreich, weil er noch in etwas anderer Weise das Wirken innerer im Organismus selbst gelegener Bildungsgesetze erschliessen lässt, welche dennoch durchaus nicht einer phyletischen Lebenskraft gleichgesetzt werden dürfen.

Ich meine die farbigen Säume der Schrägstriche, wie sie bei den meisten Arten der Gattung Sphinx vorkommen.

Es wurde in einem früheren Abschnitt schon hervorgehoben, dass die Entstehungsweise derselben durchaus gegen die Annahme einer phyletischen Kraft spricht und zwar deshalb, weil diese farbigen Säume aus unregelmässig hier und da zerstreuten Flecken erst allmälig zusammengesetzt werden! Eine »Entwicklungskraft« brauchte nicht erst im Dunkeln zu tappen, von ihr darf erwartet werden, dass sie neue Charaktere mit der Sicherheit des Meisters den alten hinzufügt.

Wenn aber auch sicherlich die Farbensäume auf der Thätigkeit der Naturzüchtung beruhen, indem diese die zerstreuten Flecke zusammenzog, ordnete und strichartig gestaltete, so liegt doch darin, dass jene ersten Flecken bei mehreren Arten in ganz gleicher Weise und unabhängig voneinander aufgetreten sein müssen, der Beweis, dass in der That in gewissem Sinne eine »bestimmt gerichtete Variation« besteht.

Bei drei Arten von Smerinthus-Raupen erscheinen gegen Ende der Ontogenese rothe Flecken; bei Sm. Populi und Ocellata nur bei einer Minderzahl von Individuen und stets getrennt, nicht zusammengeflossen, bei Sm. Tiliae aber bei den meisten Individuen und nicht selten zu einem einzigen, grösseren und länglichen Flecken zusammengeflossen.

Die drei Arten können diese Flecken nicht etwa von einer gemeinsamen Stammform ererbt haben, denn die Flecken fehlen in

den jüngeren Stadien der Ontogenese oder treten doch nur ausnahmsweise auf, und werden erst in dem letzten Stadium häufiger und grösser; sie sind offenbar ein in Vorwärts-Entwicklung begriffner Charakter.

Woher kommt es nun, dass drei Arten unabhängig von einander in analoger Weise variiren? Ich weiss keine andere Antwort darauf, als die, dass aus ähnlicher physischer Constitution auch ähnliche Variationen mit Nothwendigkeit hervorgehen müssen. Oder anders gewendet: die drei Arten haben von einer unbekannten, noch fleckenlosen Stammart zwar nicht die Flecken erben können, wohl aber eine physische Constitution, welche zur Hervorbringung rother Flecken auf der Haut neigt. Der Fall bietet viele Aehnlichkeit mit dem der Farben-Varietät bei Lacerta muralis, auf welche Eimer*) kürzlich aufmerksam machte in seinen interessanten Mittheilungen über die blaue Eidechse des Faraglione-Felsens bei Capri. Bei verschiednem Schädelbau besitzen doch die Eidechsen Süd-Italiens dieselben prägnanten Farbenvarietäten, wie die Nord-Italiens und Eimer glaubt dieses Variiren in gleicher Richtung an weit entfernten, zum Theil seit langer Zeit isolirten Oertlichkeiten auf eine der Art-Constitution innewohnenden Tendenz, bestimmte Variationsrichtungen einzuschlagen, beziehen zu müssen.

Ich habe schon vor geraumer Zeit**) betont, dass man nicht vergessen darf, wie die Produkte der Naturzüchtung in erster Instanz von den Variationen abhängen, welche der betreffende Organismus der Naturzüchtung bietet, dass die Zahl der möglichen Variationen für jede Art zwar sehr gross sein mag, keineswegs aber im buchstäblichen Sinne genommen unbegrenzt ist. Es muss für jede Art auch unmögliche Variationen geben. Ich meinte deshalb, dass die physische Natur einer jeden Art eine nicht minder wichtige Rolle bei der Hervorbringung neuer Charaktere spiele, als Naturzüchtung, welche doch immer erst mit den

*) Zoologische Studien auf Capri. II. Lacerta muralis coerula, ein Beitrag zur Darwin'schen Lehre. Leipzig 1874.

**) Ueber die Berechtigung der Darwin'schen Theorie. Leipzig 1868. S. Siehe auch den ersten Theil vorliegender Schrift: Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge S. 82—84.

Ausflüssen jener physischen Natur, nämlich mit den Variationen operiren und Neues schaffen kann.

Es bedürfte nur einer geringen Aenderung der Definition, um aus dieser »Variationseinschränkung« oder »Variationsbegrenzung«, wie sie ein nothwendiger Ausfluss der physischen Constitution einer jeden Art sein muss, eine »bestimmt gerichtete Variation« im Sinne einer phyletischen Lebenskraft zu machen. Statt zu sagen: die Smerinthus-Raupen neigen dazu, rothe Flecken auf der Haut hervorzubringen, brauchte man nur zu sagen: dieselben neigen zur Hervorbringung rother Säume vor den Schrägstrichen«. Das Letztere ist aber nicht richtig, da die rothen Säume erst durch das Zusammenlegen rother Flecke durch Naturzüchtung entstehen.

Es ist aber auch nicht einmal richtig, dass alle Smerinthus-Arten diese Neigung zur Flecken-Hervorbringung erkennen lassen. Vielmehr scheinen dieselben weder bei Sm. Quercus, noch bei Sm. Tremulae vorzukommen.

Der Unterschied in der beiderlei Auffassungsweisen tritt klar zu Tage, wenn man sich fragt, ob z. B. diejenigen Chaerocampini-Raupen, welche heute keine Augenflecken besitzen, dieselben später noch bekommen würden, falls sie sich lange genug auf der Erde halten können?

Die Anhänger einer »bestimmt gerichteten Variation« werden darauf mit »Ja« antworten müssen. Die Augenflecke sind ein Charakter, der fast allen Arten der Gruppe zukommt, das Ziel, welches von der phyletischen Kraft angestrebt wird und welches ein jedes Glied der Gruppe früher oder später einmal erreichen muss.

Nicht so bestimmt wird sich dagegen der ausdrücken, der mit mir der Meinung ist, dass complicirte Charaktere wie mehrfarbige Schrägstriche und gar Augenflecke niemals das Resultat rein innerer Kräfte sind, sondern immer nur durch Thätigkeit der Naturzüchtung entstehen d. h. durch Combination der sich darbietenden kleinen und einfachen Variationen. Er wird antworten, dass die Hervorbringung von Augenflecken bei solchen Arten, welche derselben jetzt entbehren, zwar nicht als unmöglich angesehen werden kann, dass sie aber nur dann eintreten werde, wenn auch die Constitution dieser Arten zur Hervorbringung dunkler Flecken am Rande der Subdorsale neige und wenn zugleich der

Besitz von Augenflecken der Raupe in ihren speciellen Lebensverhältnissen von Nutzen sein würde.

Ganz anders steht die Sache, wenn es sich um die blosse Uebertragung eines auf einem einzelnen Segmente bereits vorhandnen Charakters auf die andern Segmente handelt. Hier erfolgt diese Uebertragung aus rein innern Ursachen, aus den im Organismus herrschenden Gleichgewichts- oder Bildungsgesetzen (Correlation) und die äussern Lebensverhältnisse spielen dabei nur eine negative Rolle, indem sie die vollständige Reproduktion des Charakters auf allen Segmenten so z. B. der Augenflecken verhindern können, sobald dieselbe der Art nachtheilig wäre. Vielleicht ist es so zu erklären, dass bei unsern Chaerocampa-Arten nur schattenhafte Andeutungen der Augenflecke auf den übrigen Segmenten stehen, nicht aber voll ausgebildete Augenflecke. Es wäre denkbar, dass die zwei Augenpaare vorn einen grössern und wirksameren Schrecken ausübten, als wenn das Thier mit zwei langen Reihen von Augen versehen wäre. Vorläufig lässt sich darüber nichts Sicheres sagen, zuerst müssen Versuche mit solchen Raupen angestellt werden, welche Augen-Reihen besitzen.

Bei der oben aufgeworfenen Frage, ob bei den augenflecklosen Chaerocampa-Arten zu erwarten sei, dass sie im Laufe ihrer weiteren phyletischen Entwicklung Augenflecke erhalten würden, kommt noch ein anderer Punkt in Betracht, der hier nicht übergangen werden darf.

Wenn nämlich auch die Nützlichkeit der vier Zeichnungs-Elemente in ihrer ausgebildeten Form nachgewiesen wurde, so ist damit doch, streng genommen, ihre Entstehung durch Naturzüchtung noch keineswegs bewiesen. Es müsste auch gezeigt werden, dass schon die ersten Anfänge dieser Charaktere ihrem Träger nützlich waren. Die Frage nach der Nützlichkeit der »Anfangsstufen« nützlicher Bildungen ist es, welche hier berührt werden muss.

Bei den übrigen Zeichnungselementen, den Längsstreifen und Schrägstrichen ist diese nun allerdings selbstverständlich, die Anfangsstufen dieser einfachen Charaktere können nicht sehr von der ausgebildeten Form verschieden gewesen sein, wohl aber war dies der Fall bei den Augen- und Ringflecken.

Bei den Ringflecken lässt sich die Frage am klarsten be-

leuchten, weil sich hier eine Art der Beobachtung bietet, welche noch im Beginn der Ringfleckbildung stehen geblieben ist: Deilephila Hippophaes.

Ich suchte wahrscheinlich zu machen, dass die orangerothen Flecke, welche hier in der Regel allein das elfte Segment zieren, eine Verstärkung der sympathischen Färbung der Raupe hervorbringen, indem sie die Farbe der Beeren des Sanddorns nachahmen, wie die übrige Raupenfläche die Farbe der Blätter.

Nehmen wir dies als richtig an, so hat die Entstehung dieser Flecke durch Naturzüchtung keinerlei Schwierigkeit, da auch ein schwächeres Roth oder ein kleinerer Fleck einen geringen Nutzen für den Träger haben musste.

Der Fall ist aber insofern von Bedeutung, als er zeigt, dass bei diesen Zeichnungselementen ganz ebenso wie bei andern Organen der verschiedensten Thiere im Laufe der phyletischen Entwicklung ein Functionswechsel vorkommen kann. Denn diese Flecke, welche bei Hippophaes rothe Beeren nachahmen, spielen bei phyletisch weiter vorgeschrittenen Arten eine ganz andere Rolle, sie bilden Schreckmittel oder Widrigkeitszeichen.

Es ist mir sehr unwahrscheinlich, dass auch die ächten Augenflecke der Chaerocampini einen solchen »Funktionswechsel« (Dohrn) durchgemacht haben, vielmehr glaube ich, dass schon die ersten Anfänge derselben die spätere Wirkung, hervorbrachten, d. i. Schrecken. Wir sind allerdings hier nicht in der günstigen Lage, eine Art zu kennen, welche die Anfangsstufen dieses Charakters in ihrem letzten Lebensstadium aufwiese, aber wir sehen in den Anfangsstufen, wie sie uns aus dem zweiten Lebensstadium einiger Arten vorliegen, die Form erhalten, unter welcher die Augenflecke in der Phylogenese zuerst auftraten, und können daraus wohl mit einiger Sicherheit die Wirkung ermessen, welche sie damals ausüben mussten.

Wir sehen in der Ontogenese von Chaerocampa Elpenor und Porcellus, dass zuerst eine kleine Ausbuchtung des Subdorsalstreifs entsteht, deren Hohlseite sich mit dunklerem Grün, bald dann mit Schwarz füllt, worauf nun das aufwärts gebogene Stück der Subdorsale sich abschnürt und immer vollständiger mit Schwarz umgibt. Dann verbreitert sich das abgeschnürte weisse

Stück und eine schwarze (dunkle) Pupille entsteht in seinem Centrum.

Nun nimmt sich allerdings der erste Anfang der Augenflecke bei einem 2 Cent. langen Räupchen unbedeutend genug aus, allein wir dürfen nicht vergessen, dass derselbe bei den Voraltern der heutigen Chaerocampa-Raupen im erwachsenen Alter auftrat. Denkt man sich aber die mit dunkelm Pigment unterlegte Ausbiegung der weissen Subdorsale dementsprechend vergrössert, so wird man ihr kaum die Bedeutung eines Schreckmittels absprechen können. Man darf dies um so weniger, als diese Zeichnung auf dem angeschwollenen vierten Segment steht, welches an und für sich schon der Raupe ein sonderbares, für kleinere Feinde wohl schreckliches Aussehen verleiht. Und wir wissen bestimmt, dass das Aufblähen dieses Segmentes auch von solchen Chaerocampa-Raupen feindlichen Angriffen gegenüber angewendet wird, welche keine Augenflecken besitzen. (Vergleiche die Abbildung von Darapsa Choerilus, Fig. 34.) Jede Zeichnung, die auch nur entfernt einem Auge glich, musste an dieser Stelle die Schreckwirkung erhöhen und aus diesem Grunde glaube ich, darf mit Sicherheit angenommen werden, dass diese Art der Zeichnung schon in ihren ersten Anfangsstufen dieselbe Bedeutung hatte, die sie heute in ihrer vollen Ausbildung hat. Ein Functionswechsel fand hier nicht statt.

Aus allen den im ersten Abschnitt mitgetheilten Thatsachen wüsste ich nun nur noch eine Gruppe von Erscheinungen herauszufinden, welche wenigstens den Versuch einer Zurückführung auf eine phyletische Lebenskraft gestattete. Es ist dies das Vorkommen dunkler Grundfarben bei ausgewachsenen Raupen, deren Jugendzustand hell gefärbt ist. Ich versuchte oben zu zeigen, wie dieser Färbungswechsel bei den Chaerocampa-Raupen auf doppelter Anpassung beruht, indem die jugendliche Raupe dem Grün der Pflanze, die ausgewachsene dem Boden und dürren Laube angepasst ist und durch die sympathische Färbung gedeckt wird. Diese Deutung musste um so mehr zutreffend erscheinen, als derselbe Vorgang der allmäligen Verdrängung des ursprünglichen Grün durch braune Töne sich bei Arten ganz anderer Gattungen wiederfindet, die die mit der dunkeln Färbung nothwendig verbundene Gewohnheit besitzen, im ausgewachsenen Zu-

stand am Tage sich zu verbergen. So Sphinx Convolvuli, Deilephila Vespertilio, Acherontia Atropos.

Soweit wäre Alles durch Naturzüchtung leicht zu verstehen. Wenn wir aber auch bei solchen Arten die »Tendenz« sehen, im Laufe der Entwicklung eine dunkle Färbung zu erlangen, welche weder sich verbergen, noch überhaupt sympathisch gefärbt sein können, weil sie gleichzeitig sehr auffallend gezeichnet sind, wenn ferner dargethan werden kann, dass diese Arten, wie z. B. Deilephila Galii thatsächlich Immunität vor feindlichen Angriffen besitzen, wie anders vermögen wir uns dann dieselbe Tendenz zur Hervorbringung einer dunkeln Grundfarbe zu erklären, als durch Annahme einer phyletischen Lebenskraft, welche die Variationen in dieser Richtung lenkt?

Dennoch glaube ich, dass auch an diesem Punkte die Berufung auf unbekannte Kräfte entbehrt werden kann. Erstens können dunkle Grundfarben auch noch in ganz andrer Weise der Art von Nutzen sein, als dadurch, dass sie als sympathische Färbung auftreten. Bei Deilephila Galii wie bei D. Euphorbiae tritt vielmehr die helle Ringfleckenzeichnung am grellsten auf dem pechschwarzen Grund hervor, und da diese Raupe auffallen soll (sit venia verbo!), so wird dieser Zweck am besten durch Annahme einer dunkeln Totalfärbung erreicht, wie sie auch bei Deilephila Euphorbiae eingetreten ist.

Die scheinbar allen diesen Sphingiden-Gattungen gemeinsame Tendenz, im Alter eine dunkle Färbung anzunehmen, beruht also auf zwei ganz verschiedenen Anpassungen, einmal bei den von Feinden gesuchten Arten in der Anpassung an die Farbe des Bodens und zweitens bei den von Feinden verschmähten Arten auf dem Bestreben einen möglichst grossen Contrast in der Färbung hervorzurufen.

Uebrigens ist die Voraussetzung, von welcher dieses letzte Plaidoyer für die Lebenskraft ausging, nicht einmal allgemein richtig. Denn es gibt auch Arten, welche niemals eine dunkle Färbung annehmen, wie z. B. Deilephila Nicaea und auch bei D. Galii haben alle Individuen zwar das sympathische Grün des Jugendkleides abgelegt, keineswegs aber alle ein dunkles dafür eingetauscht; viele ähneln vielmehr in der helllehmgelben Färbung auffallend den schlangenähnlichen Raupen von D. Nicaea.

Phyletische Entwicklung der Sphingiden-Zeichnung; Zusammenfassung; Schluss.

Wenn wir aus der Form, welche viele Sphingidenraupen beim Ausschlüpfen aus dem Ei besitzen, mit Sicherheit auf die älteste phyletische Stufe zurückschliessen dürfen, so hatten die Sphingidenraupen anfänglich noch keinerlei Zeichnung. Das charakteristische Schwanzhorn muss älter sein, als jede Zeichnung, denn es findet sich stets schon bei den jüngsten Räupchen (wenn es nicht überhaupt fehlt) und zwar meistens sogar in relativ bedeutenderer Grösse, als in späterem Alter.

Es lässt sich aber noch ein weiterer Beleg dafür anführen, dass es einst Sphingiden-Raupen ohne jede Zeichnung gegeben hat. Es gibt noch solche!

Ich meine nicht jene im Dunkeln minirenden und deshalb farblosen Raupen der Sesien, sondern ich berufe mich auf eine in Spiritus conservirte, grosse (über 6 Cent. lange) Raupe des Berliner Museums*), welche der Gestalt nach dem Tribus der Smerinthini angehört. Sie besitzt ein Schwanzhorn und ist auf der ganzen Oberseite mit kurzen, sparsam stehenden Borsten bekleidet, wie solche auch bei den Sesien vorkommen. Von Farbe scheint diese unbekannte Raupe hellgrün gewesen zu sein, zeigt jetzt aber nur einen gelblichen Ton. Es fehlt bei ihr jede Spur von Zeichnung und sie entspräche um so genauer dem jüngsten Stadium der meisten heute lebenden Sphingiden-Raupen, als in diesem ebenfalls kurze Borsten sparsam über die ganze Oberseite des Thiers vertheilt sind. Wir hätten also gewissermassen ein lebendes Fossil vor uns und es wäre von grossem Interesse die Herkunft desselben kennen zu lernen.

Alle Daten der Entwicklungsgeschichte laufen darauf hinaus, dass von den drei, bei Sphingiden vorkommenden Zeichnungsformen, der Längsstreifung, den Schrägstrichen und den Flecken, die erstere die älteste ist. Unter den Arten, welche mit Schrägstrichen, oder mit Flecken geziert sind, finden sich viele, deren Jugendstadien längsgestreift sind, das Umgekehrte aber

---

*) Die Kenntniss derselben verdanke ich der Freundlichkeit meines verehrten Collegen Professor Gerstäcker.

findet sich nicht: niemals zeigt die junge Raupe Flecken oder Schrägstriche, wenn die erwachsene Raupe nur längsgestreift ist.

Die erste und älteste Zeichnung der Sphingiden-Raupe war also die Längsstreifung, oder genauer der Subdorsalstreif, zu welchem ein Dorsalstreif und ein Stigmalstreif noch hinzukommen konnten. Dass auch dieses zweite phyletische Entwicklungsstadium uns in lebenden Arten erhalten ist, wurde bereits mehrfach angeführt, die eine Tribus, die der Macroglossini ist sogar grossentheils auf diesem Entwicklungsstadium stehen geblieben.

Nach dem biologischen Werth, welchen wir dieser Zeichnungsform zusprechen müssen, hat ihre Entstehung durch Naturzüchtung keine Schwierigkeit. Schon der erste Anfang einer Streifung muss nützlich gewesen sein, denn er zerlegte für das Auge des Beschauers bereits die grosse auffällige Fläche des Raupenkörpers in mehrere Stücke und machte sie dadurch weniger auffallend.

So ist auch nicht schwer einzusehen, wie eine ganze Gruppe von Gattungen sich mit dieser niedrigen Stufe der Zeichnung bis heute behelfen konnte. Färbung und Zeichnung sind ja nicht das einzige Schutz- und Trutzmittel dieser Thiere, und grade die Raupen der so einfach gezeichneten Macroglossini besitzen z. B. die schützende Gewohnheit nur bei Nacht zn fressen, bei Tage aber sich zu verbergen. Uebrigens kann unter gewissen Lebensbedingungen die Längsstreifung auch für eine Sphingiden-Raupe ein besserer Schutz sein, als irgend eine andere Zeichnung, und alle die Arten, bei denen sie heute noch die bleibende Zeichnung ist, leben entweder zwischen Gräsern, oder an Coniferen.

Man kann nicht eigentlich sagen, dass die zweite Form der Zeichnung, die Schrägstriche, sich aus der ersten entwickelt hätte. Wäre sie durch Umwandlung der ersten entstanden, so könnten nicht beide gleichzeitig nebeneinander bestehen. Dies ist aber der Fall, sowohl bei einzelnen Arten im erwachsenen Zustand (Calymnia Panopus*), als bei andern in jugendlichem Alter (am schönsten bei Smerinthus Populi Fig. 56).

Dass die Schrägstreifen aber später in der phyletischen Ent-

*) Catalogue East India Comp. Taf. VIII.

wicklung erschienen sind, als die Längsstreifung, dies geht aus verschiednen Thatsachen hervor.

Einmal treten sie in der Ontogenese einiger Arten später auf, als die Längsstreifen. So bei Chaerocampa Elpenor und Porcellus, bei welchen sie freilich überhaupt nicht zu hoher Entwicklung gelangen. Dann aber verschwinden die Längsstreifen häufig im Laufe der Ontogenese, während die Schrägstreifen allein das Feld behaupten. So schwindet die Subdorsale bei allen einheimischen Smerinthus-Arten schon sehr früh bis auf geringe Reste *); ich suchte aber oben zu zeigen, dass neue Charaktere nur im letzten Stadium hinzugefügt werden und dann, wenn wiederum neue hinzukommen aus dem letzten Stadium verschwinden und auf die jüngeren zurückrücken. Die Charaktere verschwinden also aus einem Stadium in derselben Ordnung, in welcher sie gekommen sind.

Schliesslich kennen wir unter den längsstreifigen Gattungen (z. B. Macroglossa) einzelne Arten, welche im Alter kleine Schrägstriche besitzen (M. fuciformis), wenn auch in umgekehrter Richtung verlaufend, wie bei den meisten, andern Sphingiden-Raupen. Es sind dies aber stets solche Arten, welche von der Lebensweise der andern Arten abweichen, und nicht mehr im Grase und an Kräutern, sondern an grossblättrigen Sträuchern leben. Wenn wir einst ihre Ontogenese kennen lernen werden, wird sich herausstellen, dass die Schrägstriche erst spät auftreten, wie dies für Pterogon Oenotherae heute bereits nachgewiesen ist.

Wenn aber gefragt wird, warum zuerst die Längsstreifung und später erst die Schrägstreifung bei den Sphingiden sich ausbildete, so könnte darauf mit einem Hinweis auf die physische Constitution dieser Raupen geantwortet werden, welche leichter die einfachen Längslinien, als die in ihrer die Segmente kreuzenden Richtung complicirt herzustellenden Schrägstreifen hervorbringen konnte. Dürfte aber nicht vielleicht auch daran gedacht werden, dass die ältesten Sphingiden vorwiegend auf niedrigen Pflanzen zwischen Gräsern lebten und erst im Laufe der Zeit allmälig auch auf Sträucher

*) Ein solcher Rest findet sich sehr deutlich bei Smer. Ocellata; siehe Fig. 70.

und Bäume übersiedelten? Auch heute noch leben die meisten Sphingiden-Raupen auf niedern Pflanzen, wenige und meist nur die Angehörigen bestimmter ganzer Gattungen auf Bäumen.

Der Charakter der Schrägstriche vervollkommnete sich durch begleitende Farbensäume. Es versteht sich von selbst, dass dieselben erst später hinzugekommen sind.

Das dritte Hauptelement der Sphingiden-Zeichnung: die Flecken, mögen sie nun ächte Augenflecke oder nur Ringflecke sein, sind bei zweien der hier speciell berücksichtigten Gattungen im Anschluss an die Subdorsallinie entstanden, und zwar haben sie sich entweder auf ihr abgelagert (Deilephila) oder geradezu durch Umbildung eines Stückchens der Subdorsale aus ihr gebildet (Chaerocampa). Dass sie aber auch unabhängig von der Subdorsale entstehen können, beweist der an Stelle des Schwanzhorns stehende Augenfleck von Pterogon Oenotherae. Aber auch hier lehrt die Ontogenese, dass seine Entstehung der der Subdorsale nachfolgt, so dass man allgemein sagen kann, alle diese Fleckenzeichnungen sind später entstanden, als die Längsstreifenzeichnung.

Die Frage nach dem relativen Alter der Schrägstreifung und der Fleckenzeichnung lässt sich nicht allgemein beantworten. In einigen Fällen (Chaerocampa Elpenor und Porcellus) verschwindet die Schrägstreifung, wenn die Augenflecke zu voller Entfaltung gelangen, und man dürfte daraus für diese Fälle schliessen, dass sie auch früher in der Phylogenese aufgetreten ist. Allein es ist sehr wahrscheinlich, dass Schrägstreifung zu verschiednen Zeiten unabhängig von einander entstanden ist, wie sie denn auch, so gut wie die Längsstreifung auch in ganz andern Familien sporadisch vorkommt. Es wäre ein grosser Irrthum, wollte man aus dem Besitz von Schrägstreifen allein schon auf Abstammung einer gemeinsamen Stammform schliessen. Die Schrägstreifung, welche sich bei einzelnen Macroglossa-Arten findet (Macrogl. Corythus, Indien) ist nicht von langeher vererbt, sondern unabhängig bei dieser oder einer naheliegenden Stammart erworben worden. Sie hat genetisch Nichts zu thun mit der Schrägstreifung, welche bei einigen Chaerocampa-Arten vorkommt (z. B. bei Chaerocampa Nessus aus Indien), oder mit

der Schrägstreifung der Smerinthus- oder Sphinx-Arten. Sie beruht einfach auf analoger Anpassung (Seidlitz)*) d. h. auf Anpassung an analoge Umgebung.

Ganz ähnlich verhält es sich mit den Fleckenzeichnungen. Ich habe oben schon hervorgehoben, dass unter Umständen die Ringflecke ganz das Aussehen von Augenflecken gewinnen können, dadurch nämlich, dass sich ein Kernfleck auf ihrem Spiegel bildet, wie dies in seltnen Fällen bei Deilephila Euphorbiae (Fig. 43), häufiger bei D. Galii, als Regel aber bei D. Vespertilio vorkommt. Dennoch sind dieselben auf ganz anderm Wege entstanden, als die Augenflecke der Chaerocampa-Arten, hängen also genetisch nicht mit ihnen zusammen, die beiden Gattungen haben sich zu einer Zeit getrennt, wo noch keine von ihnen Fleckenzeichnungen besass.

Bei Pterogon Oenotherae finden wir dann eine dritte Art von Fleckzeichnung, welche den Augenflecken der Chaerocampa-Raupen am nächsten kommt, aber an ganz andrer Stelle steht, auf ganz andre Weise und folglich auch gänzlich unabhängig von jenen entstanden ist.

Es lässt sich auch ganz wohl verstehen, warum das erste und zweite Zeichnungs-Element der Sphingidenraupen sich ausschliesst, das zweite und dritte aber nicht und ebensowenig das erste und dritte.

Ein heller Längsstreif, der die Schrägstriche schneidet, vermindert sehr bedeutend die Aehnlichkeit mit einem Blatt, welche diese anstreben und findet sich deshalb auch nur da, wo von der Wirksamkeit einer nachahmenden Zeichnung wegen der Kleinheit der Raupe noch keine Rede sein kann, d. h. bei ganz jungen Räupchen (vgl. z. B. Fig. 56, erstes Lebensstadium von Smer. Populi). Im spätern Leben muss dann die ältere Zeichnung der neueren weichen und wir finden dementsprechend die Subdorsale verschwunden auf allen Segmenten, auf welchen Schrägstreifen stehen und nur auf den vordersten Segmenten erhalten, auf welchen diese letzteren fehlen. In wenigen Fällen kommen allerdings dennoch beide Zeichnungselemente zusammen vor, so bei Calymnia Panopus und Macroglossa Corythus, dann sind aber die

*) Die Darwin'sche Theorie. Elf Vorlesungen über die Entstehung der Thiere und Pflanzen durch Naturzüchtung. 2. Aufl. Leipzig 1875. S. 195.

Schrägstriche kürzer und reichen nicht über den Subdorsalstreif hinaus, bei Darapsa Choerilus verschmelzen sie sogar mit denselben.

Es könnte in einzelnen Fällen auch eine besondere Blattstructur durch die Längstreifen nachgeahmt werden, im Ganzen aber setzen Längsstreifen die Wirkung der Schrägstreifen herab, und wir finden dementsprechend nicht nur die Subdorsale auf den Segmenten mit Schrägstrichen in der Regel geschwunden, sondern die meisten Raupen mit Schrägstreifung entbehren auch der sonst so verbreiteten, längslaufenden Stigma- und Rückenstreifen, so alle mir bekannten Smerinthus-Arten, alle Arten der Gattungen Sphinx, Dolba, Acherontia.

Schrägstreifung aber und Fleckenzeichnung brauchen sich nicht gegenseitig in ihrer Wirkung zu beeinträchtigen und finden sich auch in einzelnen Fällen beisammen, wenn allerdings auch wohl niemals in gleich starker Ausbildung. So besitzt Chaerocampa Nessus*) starke Schrägstreifen, aber schwach entwickelte Augenflecke, und umgekehrt zeigt Chaerocampa Elpenor starke Augenflecke, aber die früheren Schrägstreifen sind höchstens noch in Andeutungen vorhanden. Es erklärt sich leicht aus der Lebensweise. Diejenigen Raupen wenigstens, welche wir genau kennen, leben nicht auf grossblättrigen, stark gerippten Pflanzen und sind sogar in der Mehrzahl der Individuen der Farbe des Bodens angepasst; die Schrägstreifen haben somit hier nur die Bedeutung rudimentärer Bildungen.

Dass auch die erste und dritte Zeichnungsform sich nicht immer in ihrer Wirkung beeinträchtigen müssen, zeigt das Beispiel von Chaerocampa Tersa, bei der freilich die biologische Bedeutung der Augenflecke eine andre zu sein scheint, als die eines Schreckmittels. Bei den meisten Chaerocampa-Raupen verschwindet im Laufe der Phylogenese die Subdorsale und wir können verstehen, dass die Täuschung der Augenflecken vollständiger sein muss, wenn sie nicht auf einer weissen Linie stehen.

Wenn man das geringe Material von Thatsachen in Betracht zieht, mit dem hier operirt werden konnte, so wird man das Resulat dieser Untersuchungen nicht für unbefriedigend halten.

---

*) Cat. Lep. East India Comp. Taf. XI.

Es ist gelungen, für jede der drei Haupt-Elemente der Sphingiden-Zeichnung eine biologische Bedeutung nachzuweisen und dadurch ihre Entstehung durch Naturzüchtung wahrscheinlich zu machen. Es ist ferner gelungen zu zeigen, dass schon die ersten Anfänge dieser Zeichnungen von Nutzen sein mussten und damit scheint mir ihre Entstehung durch Naturzüchtung gradezu erwiesen zu sein.

Es ist weiter nicht schwierig gewesen, auch das Verschwinden der primären Zeichnungs-Elemente durch später hinzukommende sekundäre wesentlich als eine Wirkung der Naturzüchtung zu verstehen.

Schliesslich gelang es, auch die »untergeordneten« oder »accessorischen« Zeichnungselemente (Rieselung, Tüpfelung u. s. w.) theils als Wirkung der Naturzüchtung, theils als correlative Wirkung der früher schon vorhandnen Zeichnungselemente zu begreifen.

Wir können uns demnach von der Entstehung und allmäligen Steigerung der Sphingidenzeichnung etwa folgendes Bild entwerfen.

Die ältesten Sphingiden entbehrten noch der Zeichnung, sie waren vermuthlich nur durch sympathische Färbung, durch ein grosses Schwanzhorn und durch eine Bewehrung mit kurzen Borsten geschützt.

Ihre Nachkommen erhielten durch Naturzüchtung eine Längsstreifung und zwar die vom Horn bis an den Kopf reichende Subdorsallinie, sowie eine Stigmalinie, zuweilen auch eine Dorsallinie. Die so gezeichneten Raupen müssen am besten an solchen Pflanzen versteckt gewesen sein, welche vorwiegend das Bild von Parallelstrichen gewähren, und es darf vermuthet werden, dass zu dieser Zeit die meisten Sphingiden-Raupen an solchen Pflanzen oder doch wischen solchen (Gras) lebten.

In späterer Zeit kam zu den Längslinien eine Folge von Schrägstrichen hinzu, die (fast immer!) in der Richtung des Schwanzhorns ziehend über die sieben hintern Segmente vom Rücken bis gegen die Füsse hin liefen. Ob sie alle zusammen entstanden, oder — wie es wahrscheinlicher ist — zuerst nur einer, der dann durch Correlation und unter Begünstigung durch Naturzüchtung auf die übrigen Segmente übertragen wurde, lässt sich heute nicht mehr feststellen, wenigstens nicht aus den vorliegenden Thatsachen.

In dem Masse, als die Schrägstriche sich gegen den Rücken hin verlängerten, schwand die Längsstreifung, da sie die täuschende Wirkung jener beeinträchtigte, es bildeten sich aber bei vielen Arten dunklere oder auch bunte Farbensäume vor den weissen Schrägstrichen, eine Nachahmung der Schlagschatten, welche die Blattrippen werfen.

Während so eine Gruppe von Sphingiden (Sphinx-Smerinthus) ihre äussere Erscheinung einem gerippten Blatte immer ähnlicher zu machen bestrebt war, entwickelten sich andere der längsstreifigen Arten in anderer Weise.

Einige lebten zwar auf strauchartigen Blattpflanzen, allein eine Schrägstreifung entwickelte sich nicht bei ihnen, weil sie bei den schmalen dicken und schwachrippigen Blättern der Nahrungspflanze nutzlos gewesen wäre. Sie behielten einfach die bisherige Zeichnung aus Längsstreifen, die ihnen in Verbindung mit einer sehr genauen Uebereinstimmung mit der Farbe der Blätter schon einen hohen Grad von Schutz gegen Entdeckung gewährte. Gesteigert wurde derselbe aber noch, wenn es gelang, auch andere Theile der Nahrungspflanze, wie Beeren (Hippophaes) in Farbe und ungefährer Lage so nachzuahmen, dass dadurch der grosse Raupenkörper noch weniger von der Umgebung abstach. So entstanden wahrscheinlich bei einer Art die ersten Ringflecke auf nur einem und zwar dem vorletzten Segmente.

Sobald aber einmal dieses erste Paar von Ringflecken ein fester Charakter der Art geworden war, hatte er die Tendenz, sich auf den übrigen Segmenten und zwar von hinten nach vorn vorrückend zu wiederholen.

Unter Umständen konnte dies von grossem Nachtheil für die Art sein und wurde deshalb durch Naturzüchtung soweit möglich verhindert (Hippophaes), in andern Fällen aber brachte es keinen Nachtheil mit sich, die in der Färbung ihrer Nahrungspflanze gut angepasste Raupe wurde durch die kleinen Ringfleckchen nicht auffallender und so konnten sie auf allen Segmenten sich wiederholen (Zygophylli). Auffallende Farben mussten in diesen Fällen aus ihnen entfernt werden, falls sie etwa von der unmittelbaren Stammform ererbt worden waren, worüber aber bis jetzt nichts Sicheres gesagt werden kann.

In andern Fällen war die Wiederholung der Ringflecke mit

starken Farbencontrasten weder schädlich, noch indifferent, sondern konnte zum Vortheil der Art weiter verwerthet werden. Nährte sich eine Art von Pflanzen mit scharfen Säften (Euphorbiaceen), welche ihren Magen füllend sie zu einem widrigen Bissen für andere Thiere werden liessen, so gaben die beginnenden Ringflecke der Naturzüchtung eine leichte Handhabe, die Art mit einer auffallenden Zeichnung zu versehen, die als »Widrigkeitszeichen« sie vor Angriffen schützt.

Standen aber die dunkeln Flecken auf hellem Grunde (Nicaea), so konnten sie den Eindruck von Augen machen und ihren Träger kleineren Feinden fürchterlich erscheinen lassen.

Welche dieser beiden Bedeutungen zuerst in der Phylogenese zur Geltung kam, ist nach den bis jetzt vorliegenden entwicklungsgeschichtlichen und biologischen Daten auch nicht mit Sicherheit zu sagen. Es darf aber vermuthet werden, dass die Bedeutung eines Schreckmittels zuletzt erreicht wurde.

Sehr wohl denkbar ist es auch, dass die Ringflecke im Laufe ihrer allmälig immer zunehmenden Complicirtheit gelegentlich noch andere Rollen übernehmen mussten, dass sie auch in diesen Stadien noch einmal zu Nachahmung von Pflanzentheilen verwendet wurden, eine Reihe von Beeren oder Blüthen darstellten, doch liegt dafür bis jetzt kein positiver Anhalt vor.

In dem Masse als die Ringflecke sich von der Subdorsale, aus der sie hervorgegangen waren, abschnürten, verschwand diese immer vollständiger aus dem Endstadinm der Ontogenese und trat in die jüngeren Lebensstadien der Raupe zurück — sie wurde historisch und dieses Verschwinden lässt sich hier wohl auch daraus ableiten, dass der ursprünglich Blattlinien nachahmende Längsstreif, bedeutungslos geworden war, wenn er auch nicht grade immer die Wirkung der Ringflecke zu vermindern brauchte. Charaktere aber, welche werthlos geworden sind, werden bekanntlich immer mit der Zeit rudimentär und verschwinden zuletzt ganz. Ich glaube nicht, dass allein der »Nichtgebrauch« solche Charaktere zum Schwinden bringt, wenn er freilich auch bei aktiven Organen einen grossen Antheil daran haben wird. Bei Zeichnungs-Charakteren kann von Uebung oder Nichtübung derselben nicht die Rede sein. Dennoch schwinden sie allmälig, sobald sie bedeutungslos geworden sind. Ich möchte dies lediglich als Wirkung

davon betrachten, dass die Controlle des Charakters durch Naturzüchtung aufgehoben ist, (Aufhebung der sog. »conservativen Anpassung« v. Seidlitz). Beliebige Variationen können sich geltend machen, so dass der betreffende Charakter nothwendig ins Schwanken gerathen muss. Dass dieser Auslöschungsprocess aber nicht rasch vor sich geht, vielmehr äusserst langsam, sehen wir an der Ontogenese mehrerer Deilephila-Arten, welche die bedeutungslos gewordene Subdorsale durch eine ganze Reihe von Lebensstadien mit durchschleppen.

Bei einer andern Gruppe längsstreifiger Sphingiden-Raupen entwickelte sich, unabhängig von der Subdorsale ein Augenfleck und zwar an der Stelle des hier verschwundenen und nur noch als knopfförmige Anschwellung vorhandnen Schwanzhorns. Die Bedeutung des Charakters, wie er heute bei Pt. Oenotherae vollendet vor uns liegt, ist wohl ohne Zweifel die eines Schreckmittels, ob aber die Anfangsstufe schon dieselbe Bedeutung hatte, lässt sich bei der isolirten Stellung der einzigen, mit diesem Charakter versehenen Art der Gattung Pterogon nicht entscheiden.

Bei einer dritten Gruppe längsstreifiger Raupen, der späteren Gattung Chaerocampa entwickelten sich Augenflecke direct aus Stücken der Subdorsale und zwar zuerst nur auf dem vierten und fünften Segment. Hier kann mit Bestimmtheit angegeben werden, dass der Charakter schon von seiner Entstehung an die Bedeutung eines Schreckmittels hatte. Gewiss aus diesem Grunde sehen wir auch die Subdorsale in der unmittelbaren Umgebung der Flecke schon früh verschwinden, während sie sich auf den übrigen Segmenten länger erhält.

Ein Theil der jüngeren (tropischen) Arten dieser Gruppe bildete sodann sekundär und durch Correlation ähnliche oder ganz gleiche Augenflecken auch auf den übrigen Segmenten und nun mag es vorkommen, dass die Augenflecke in einzelnen Fällen (Ch. Tersa?) eine andere Bedeutung gewinnen, dass sie vielleicht wieder zu einer Verkleidung der Raupe benutzt werden, Beeren oder Blüthen nachahmen, wie es auch denkbar wäre, dass die Augenflecken zu einem »Widrigkeitszeichen« umgestempelt würden.

Bei allen diesen Raupen mit reiner Schreckzeichnung aber bleibt nicht nur die ursprüngliche sympathische Fär-

bung erhalten, sondern sie wird sogar bei den meisten allmälig durch eine bessere (Anpassung der erwachsenen Raupe an den Erdboden) ersetzt. Auch Schrägstriche, als Nachahmung der Blattrippen sind keineswegs ausgeschlossen, und finden sich fast immer, wenn auch nur schwach entwickelt und oft nur zeitweise.

Aber auch bei vollkommner Anpassung an den Erdboden kann das Zeichnungsmuster der Schrägstreifen beibehalten und wieder neu verwerthet werden, indem dieselben ihre frühere, scharfe Begrenzung verlieren und anstatt bestimmte Pflanzentheile nachzuahmen, vielmehr nur dazu verwandt werden, eine unregelmässige Gitterzeichnung darstellen zu helfen, wie sie am besten das Gewirr von Lichtern und Schatten, Streifen und Flecken nachahmt, welches unter niedrigem Pflanzenwuchs zwischen Stengeln, trocknen und dürren Blättern am Boden entsteht.

Wie aber Raupen mit Fleckenzeichnung ihre älteren Zeichnungsmomente in rückgebildetem Zustand beibehalten und neu verwerthen und umbilden können, ganz ebenso kann es auch bei Raupen ohne Fleckenzeichnung geschehen. Arten mit ausgeprägtesten bunt grundirten Schrägstreifen können in verwandten Arten (jüngeren?) dieselben Zeichnungselemente in rudimentärem und umgewandeltem Zustand aufweisen. Sie tragen dazu bei, die eben geschilderte »Gitterzeichnung« zu Stande zu bringen. Dabei kann sogar der älteste Zeichnungscharakter, der Subdorsalstreif, noch eine Rolle spielen, in dem seine Reste einzelne Stellen der complicirten Zeichnung stärker markiren (Sphinx Convolvuli).

Schliesslich können hier, wie in andern Fällen, sobald es die Anpassung an eine unruhige, von Lichtern und Schatten durchkreuzte Umgebung fordert, noch neue Zeichnungselemente hinzu kommen, dunklere Strichelchen, welche den helleren Grund der Raupenoberfläche überspinnen.

Ich gelange zum Schluss dieser Abhandlung.

In Bezug auf die grosse und allgemein bedeutsame Frage, von welcher aus diese Untersuchungen unternommen wurden, lässt sich ein klareres und einfacheres Endergebniss ziehen, als bei der Complicirtheit der fraglichen, auf ihre Ursachen zurückzuführenden Charaktere, sowie bei der noch höchst lückenhaften Kenntniss ontogenetischer und biologischer Thatsachen erwartet werden konnte.

Ich hatte selbst lange Zeit hindurch es nicht für möglich ge-

halten, alle Zeichnungsformen und -Combinationen auf die Ursachen zurückzuführen, welche Umwandlungen bekanntermassen hervorrufen können, ich hatte erwartet, es werde ein unerklärbarer Rest übrig bleiben.

Dies ist nicht so. Wenn auch augenblicklich noch nicht in jedem einzelnen Falle mit Bestimmtheit gesagt werden kann, inwieweit ein jedes einzelne Zeichnungselement grade bei dieser einen Art biologische Bedeutung besitzt, so hat doch festgestellt werden können, dass jedes der bei Sphingiden-Raupen vorkommenden Zeichnungs-Elemente ursprünglich eine bestimmte biologische Bedeutung hatte, dass es durch Naturzüchtung hervorgerufen worden ist.

Für alle drei Hauptelemente der Sphingidenzeichnung konnte ferner nachgewiesen werden, dass nicht nur ihre Anfangsstufe, sondern auch ihre definitive Ausbildung, die höchste Stufe ihrer Entwicklung ihrem Träger einen ganz bestimmten Vortheil bringt, dass auch sie einen bestimmten, biologischen Werth hat, dass somit auch die allmälige Entwicklung und Steigerung des Charakters auf Naturzüchtung zurückzuführen ist.

Wenn aber auch Naturzüchtung derjenige Faktor ist, der die drei Hauptcharaktere und einige der Nebencharaktere der Zeichnung ins Leben rief und zur vollen Ausbildung führte, so liess sich doch in der Wiederholung eines lokal entstandenen Charakters auf den übrigen Segmenten, sowie in der Bildung neuer Elemente an den Kreuzungsstellen rudimentär gewordener älterer ein zweiter Faktor erkennen, der lediglich im Innern des Organismus liegen muss, jene im Innern des Körpers waltende Gesetzmässigkeit, durch welche kein Theil verändert werden kann, ohne eine gewisse Wirkung auf die andern Theile auszuüben: das innere Bildungsgesetz (Correlation Darwin's) oder Wachsthumgesetz.

Nur an einer einzigen Stelle der ganzen Untersuchungsreihe konnte man einen Augenblick schwanken, ob hier nicht doch die Aeusserung einer phyletischen Lebenskraft zu Tage trete: bei den rothen Flecken, welche die Schrägstreifen mehrerer Smerinthus-Raupen begleiten. Genauere Analyse liess aber grade bei ihnen die tiefe Kluft, welche zwischen »analoger Variation« und jener

mystischen phyletischen Lebenskraft besteht, am deutlichsten erkennen.

Es bleibt somit für die Thätigkeit derselben auf dem Gebiete der Sphingiden-Zeichnung und -Färbung Nichts zu thun übrig, denn selbst von den untergeordneten Zeichnungscharakteren liessen sich mehrere auf ihre Ursachen zurückführen und nur die »Rückenpunkte« der beiden einheimischen Chaerocampa-Arten mussten ohne bestimmten Beweis auf Correlation bezogen werden. Es wird aber Niemand im Ernst daran denken wollen, aus dem augenblicklichen Unvermögen eine so unbedeutende Einzelheit befriedigend zu erklären auf die Existenz einer so inhaltsschweren Kraft zu schliessen, wie sie die phyletische Lebenskraft sein würde.

Der letzte Schluss, zu welchem die Untersuchung geführt hat, ist demnach dieser: Aeusserungen einer phyletischen Lebenskraft sind auf dem Gebiete der Sphingiden-Zeichnung und -Färbung nicht zu erkennen, die Entstehung und Ausbildung derselben beruht lediglich auf den bekannten Faktoren der Naturzüchtung und der Correlation.

II.

UEBER DEN PHYLETISCHEN PARALLELISMUS

BEI

METAMORPHISCHEN ARTEN.

Einleitung.

In der vorigen Abhandlung wurde der Versuch gemacht, eine ganze Gruppe scheinbar »rein morphologischer« Charaktere auf die bekannten Faktoren der Umwandlung zurückzuführen, sie vollständig aus diesen zu erklären und so auf diesem Gebiete eine innere treibende Umwandlungskraft (phyletische Lebenskraft) auszuschliessen.

In dieser zweiten »Studie« habe ich mir die Aufgabe gestellt, durch Vergleichung der Formverhältnisse der zwei Haupt-Stadien metamorphischer Arten die Frage zu lösen, ob solche innere treibende Kräfte überhaupt existiren, oder ob sie ausgeschlossen werden können.

Es scheint noch Niemand auf den Gedanken gekommen zu sein, diese Frage an solchen Arten zu prüfen, welche uns in doppelter Gestalt entgegentreten, als Larve und als Imago (Insekten), oder allgemeiner ausgedrückt an solchen Arten, deren Individuen successive ganz verschiedne Formen besitzen (Metamorphose) oder bei welchen die verschiednen Formen, die vorkommen, auf verschiedne Individuen vertheilt sind, die miteinander abwechseln und auseinander hervorgehen (Generations-Wechsel). Und doch müssen grade hier gänzlich verschiedne Form-Verwandtschaften erwartet werden, je nachdem die Entwicklung der organischen Welt auf einer phyletischen Lebenskraft beruht, oder nur die Reaction des Art-Organismus auf Einwirkung der Aussenwelt ist.

Gesetzt das Erste wäre der Fall, so müsste das stattgefunden haben und noch stattfinden, was ich »phyletischen Parallelismus« nenne, d. h. die beiden Stadien metamorphischer Arten müssten sich genau parallel entwickelt haben, jede Abänderung

des Schmetterlings müsste auch von einer Abänderung der Raupe begleitet oder gefolgt worden sein und die systematischen Gruppen der Schmetterlinge müssten sich in einer Systematik der Raupen genau in der gleichen Weise wieder vorfinden. Wenn die Arten vermöge einer ihnen innewohnenden Kraft periodisch abänderten und zu einer neuen Art sich umgestalteten, so könnte diese Umprägung unmöglich nur ein einzelnes Entwicklungsstadium — etwa nur die Raupe — treffen, sie würde vielmehr gleichzeitig oder successive sich auf alle Stadien — Raupe, Puppe und Schmetterling — erstrecken müssen, ein jedes Stadium würde eine neue Gestalt bekommen, ja es dürfte sogar erwartet werden, dass jedes Stadium gleich stark abändere; wenigstens liesse sich nicht absehen, warum eine rein innere Kraft der Entwicklung das eine Stadium stärker beeinflussen sollte, als das andere. Raupe und Schmetterling zweier Arten müssten gleich weit von einander abstehen und ebenso Raupen und Schmetterlinge zweier Gattungen, zweier Familien u. s. w., kurz ein System der Raupen müsste sich mit dem System, welches lediglich auf die Schmetterlinge gegründet wäre, vollständig decken, oder was dasselbe ist, die Formverwandtschaften der Raupen müssten den Formverwandtschaften der Schmetterlinge genau entsprechen.

Ganz anders dagegen müsste sich die Sache gestalten, wenn eine innere Triebkraft phyletischer Umprägung nicht bestünde und die Umwandlung der Arten lediglich auf Einwirkungen der Aussenwelt beruhte. In diesem Falle müssten Ungleichheiten in der phyletischen Entwicklung der verschiednen Lebensstadien erwartet werden, denn bei den zeitlich und räumlich oft stark abweichenden Lebensbedingungen beider Stadien könnte und müsste häufig das eine Stadium von Einflüssen getroffen werden, welche das andere unberührt lassen, das eine könnte somit eine Umprägung erleiden, während das andere unverändert bliebe. Dadurch entstünde ein ungleicher Abstand zwischen den beiden Stadien zweier Arten, es würden also z. B. die Schmetterlinge, falls diese der abgeänderte Theil sind, in weiterer Formverwandtschaft stehen, als die Raupen, und der Abstand zwischen ihnen müsste immer grösser werden, als der zwischen den Raupen, wenn mehrmals hintereinander die Schmetterlinge von abändernden Einflüssen getroffen würden, während die Raupen unter denselben Einflüssen

verharrten und somit auch unverändert blieben. Die beiden Stadien würden in ihrer phyletischen Entwicklung nicht miteinander gehen, diese Entwicklung würde nicht durch parallele Linien ausgedrückt werden können und wir müssten deshalb erwarten zu finden, dass keineswegs eine völlige Congruenz zwischen dem auf die Raupen und dem auf die Schmetterlinge gegründeten System bestehe, dass vielmehr die Raupen häufig andere systematische Gruppen bilden, als die Schmetterlinge.

Die Aufgabe wäre demnach die, zu untersuchen, ob bei solchen Arten, welche sich mittelst Metamorphose entwickeln und deren einzelne Stadien unter sehr abweichenden Lebensverhältnissen existiren, ein vollständiger phyletischer Parallelismus besteht, oder nicht. Direkt lässt sich dies nicht entscheiden, da wir die phyletische Entwicklung nicht vor unsern Augen abrollen sehen können, aber indirekt lässt es sich dadurch feststellen, dass wir die Formverwandtschaft der beiden Stadien gesondert prüfen und miteinander vergleichen, dass wir also Raupensystem und Schmetterlings-System nebeneinander halten. War die phyletische Entwicklung eine parallele, völlig gleichmässige, so müssen auch die Endergebnisse derselben: die heute vorliegenden Formen gleich weit voneinander abstehen; Raupensystem und Schmetterlingssystem müssen sich decken, müssen congruent sein; verlief sie nicht parallel, so müssen sich Ungleichheiten, Incongruenzen der beiden Systeme herausstellen.

Ich bin gewiss, dass Systematiker des alten Schlages diese Zeilen nicht ohne Grausen lesen können. Wird es doch als ein bedeutender Fortschritt in der Systematik angesehen, dass man allmälig aufgehört hat, die Arten blos nach einem oder einigen wenigen Merkmalen in ein System einzuordnen, dass man nicht blos das Endstadium der Entwicklung dabei berücksichtigt (den Schmetterling), sondern auch die so abweichend gebildeten Jugendstadien (Raupe, Puppe) zu Rathe zieht! Und jetzt soll gar geprüft werden, ob nicht Raupen und Schmetterlinge ganz verschiedne Systeme bilden! War denn nicht bei neuen und in systematischer Hinsicht zweifelhaften Schmetterlingsarten stets die erste Frage: wie ist die Raupe beschaffen und gab diese nicht häufig Licht über die »Verwandtschaft« des Falters?

Gewiss! und mit vollem Recht wurde ihr Bau mit zu Rathe gezogen. Man war sich aber dabei nicht immer ganz klar, dass es zwei Arten von Verwandtschaft gibt, und dass diese möglicherweise nicht immer zusammenfallen müssen: Form-Verwandtschaft und Bluts-Verwandtschaft.

Es ist bisher immer stillschweigend angenommen worden, dass der Verwandtschaftsgrad zwischen den Faltern derselbe sei, wie der zwischen den Raupen und wenn damit von Blutsverwandtschaft gesprochen werden soll, so ist dies natürlich auch immer der Fall, da Raupe und Schmetterling dasselbe Individuum ist. Wir haben nicht bei allen Thiergruppen Mittel an der Hand, um zwischen Form- und Blutsverwandschaft streng zu unterscheiden und müssen uns deshalb häufig begnügen, die blosse Form-Verwandtschaft als Grundlage des Systems gelten zu lassen, obgleich dieses doch ein Ausdruck der Bluts-Verwandtschaft sein sollte. Grade bei metamorphischen Arten aber brauchen und dürfen wir dabei nicht stehen bleiben, denn hier liegen uns zweierlei Form-Verwandtschaften vor, die der Larven und die der Imagines und wie ich eben zu zeigen versuchte, versteht es sich keineswegs von selbst, dass beide stets zusammenfallen, ja es liegen bereits Beispiele genug vor, welche beweisen, dass ein solches Zusammenfallen durchaus nicht überall vorhanden ist.

Ganz besonders auffällig ist dies bei einer von den Insekten sehr weit entfernten Thiergruppe, den Hydromedusen, deren systematische Gruppen ganz andere sind, je nachdem man sie auf die polypoide, oder auf die medusoide Generation gründet. So entspringt die Quallenfamilie der Oceaniden von Polypenstöckchen, welche ganz verschiedenen Polypen-Familien angehören und unter jeder dieser Polypen-Familien gibt es Arten, welche Quallen von einer andern Familie hervorbringen.

In ähnlicher Weise sind bei den Echinodermen die Larven der Ophiuren (Pluteus-Form) nicht denen der gewöhnlichen Seesterne am nächsten formverwandt, sondern vielmehr den Larven aus einer ganz andern Ordnung, der der Seeigel!

Ich will nicht behaupten, dass in diesen beiden Fällen die Ungleichheit der Formverwandtschaft, oder wie ich es bezeichnen möchte: die Incongruenz des morphologischen Systems auf ungleich rascher phyletischer Entwicklung der beiden Stadien

oder Generationen beruhen müsse oder dass sie sich durch die Annahme einer solchen völlig verstehen lasse, es ist mir sogar wahrscheinlich, dass wenigstens bei den Ophiuren noch ein ganz anderes Moment in Betracht kommt; dass die Formverwandtschaft mit den Larven der Seeigel nicht auf Blutsverwandtschaft beruht, sondern auf Convergenz (Oscar Schmidt), d. h. auf Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen, soviel aber geht aus beiden Fällen hervor, dass ungleiche Formverwandtschaft zweier Stadien vorkommt.

Gewiss darf nicht von vornherein aus solchem Vorkommen der Schluss gezogen werden, dass eine phyletische Kraft nicht existire, vielmehr wäre vorher zu untersuchen, ob und wieweit solche Ungleichheiten auf ungleiche phyletische Entwicklung bezogen werden dürfen und wenn dies der Fall ist, ob Abweichungen von einer stricten Congruenz des morphologischen Systems nicht doch vereinbar sind mit der Annahme einer innern Triebkraft der Umwandlung? Wird doch ein gewisser Einfluss der Aussenwelt auf den Ablauf des Entwicklungsprocesses der organischen Welt auch von den Vertheidigern einer phyletischen Lebenskraft bereitwillig zugegeben! Es müsste also nachgewiesen werden können, dass derartige Abweichungen von völliger Congruenz vorkommen, welche ihrem Wesen oder ihrer Grösse nach unvereinbar sind mit der Annahme innerer Triebkräfte und es müsste andrerseits der Nachweis versucht werden, dass sowohl die Abweichung von der Congruenz, als auch die Congruenz selbst sich ohne die Annahme einer phyletischen Lebenskraft verstehen lässt.

Es soll nun in Folgendem versucht werden, diese Fragen an der Gruppe der Schmetterlinge unter gelegentlicher Zuziehung zweier andrer Insekten-Ordnungen zur Entscheidung zu bringen. Weder Echinodermen, noch Hydromedusen wären heute schon zu einer solchen kritischen Prüfung zu verwenden; die Zahl der Arten, deren Entwicklung sicher begründet dasteht ist noch allzu gering und die biologischen Verhältnisse sind noch sehr unbekannt. In beiderlei Hinsicht werden sie von den Schmetterlingen bei Weitem übertroffen. Hier kennen wir eine grosse Anzahl von Arten in ihren beiden Haupt-Entwicklungsstadien und mehr oder minder genau auch die Bedingungen, unter welchen ein

jedes der beiden Stadien lebt, und wir können deshalb in einem gewissen Betrag wenigstens ermessen, welche Veränderungen der Lebensbedingungen Abänderungen des Baues hervorrufen müssen. Weder in der Zahl bekannter Larvenarten, noch in der genauen Kenntniss ihrer Lebensweise könnte irgend eine der übrigen Insekten-Ordnungen gegen die der Schmetterlinge aufkommen.

Wo wäre die Dipteren- oder Hymenopteren-Gattung, von welcher zehn und mehr Arten in ihren Larven so genau bekannt wären, dass man sie zu morphologischen Vergleichen benutzen könnte? Oder wer wollte den Unterschied in der Lebensweise der Larven zwanzig verschiedener Arten von Culex oder von Tipula angeben? Dagegen leben die Raupen nächstverwandter Schmetterlings-Arten häufig auf verschiednen Pflanzen, wodurch allein schon eine gewisse Verschiedenheit der Lebensbedingungen gesetzt wird.

Die erste und vornehmlichste Frage, welche die Untersuchung zu beantworten hätte, wäre die: Besteht bei den Schmetterlingen ein vollsändiger phyletischer Parallelismus oder nicht, oder genauer: können wir aus den heute bestehenden Formverwandtschaften zwischen Raupen einerseits und Schmetterlingen andrerseits auf eine genau parallel laufende phyletische Entwicklung beider Art-Stadien zurückschliessen oder bestehen Incongruenzen der Formverwandtschaft, welche auf ungleichen phyletischen Entwicklungsgang hinweisen?

Ehe ich indessen an die Beantwortung dieser Frage herantrete, ist es unerlässlich, einen Punkt klar zu legen, der bisher unberührt blieb, der aber entschieden sein muss, ehe diese Frage überhaupt ernstlich gestellt werden kann. Ehe gefragt werden darf, ob Raupe und Schmetterling sich genau parallel entwickelt haben oder nicht, muss bekannt sein, ob eine ungleiche Entwicklung überhaupt möglich ist, ob nicht etwa eine so genaue Beziehung zwischen dem Bau beider Stadien besteht, dass jede Veränderung des einen auch eine Veränderung des andern nach sich zieht. Wäre dies der Fall, bedingte jede Veränderung des Schmetterlings eine correlative Abänderung der Raupe und umgekehrt, so würde eine Ungleichheit der Formverwandtschaft zwischen Raupen einerseits und Schmetterlingen andrerseits nicht denkbar sein, Raupen-System und Schmetterlings-System müssten

sich vollständig decken und man würde einen groben Fehlschluss thun, wollte man aus der parallelen phyletischen Entwicklung beider Stadien auf die Existenz einer innern phyletischen Kraft schiessen, während es doch nur die bekannte Correlation wäre, welche die Gleichheit der Entwicklungsbahn vorschreibt.

Es muss deshalb vor Allem zuerst festgestellt werden, dass Raupe und Schmetterling sich in ihrer Form nicht gegenseitig bestimmen, und der ganze erste Abschnitt muss deshalb dem Beweise gewidmet sein, dass beide Stadien sich unabhängig von einander verändern. Es werden sich dabei Rückschlüsse auf die verändernden Ursachen ergeben, die der späteren Untersuchung über Vorhandensein oder Abwesenheit einer vollständigen Congruenz des beiderseitigen morphologischen Systems noch von einer andern Seite her zu Hülfe kommen werden. Die beiden Fragen, deren Beantwortung nacheinander versucht werden soll, sind keineswegs identisch, wenn sie sich auch nahe berühren, denn es wäre ja ganz wohl denkbar, dass die erste dahin beantwortet würde, dass keine oder nur eine äusserst geringe formbestimmende Correlation zwischen Raupe und Schmetterling bestände, ohne dass damit nun schon entschieden wäre, ob die phyletische Entwicklung beider Stadien eine gleichmässige gewesen ist, oder nicht. Eine völlige Congruenz der morphologischen Verwandtschaft könnte demungeachtet stattfinden, sobald die Transmutationen nicht von äussern Anregungen, sondern von einer innern Triebkraft ausgingen. Es muss also auf die Frage: besteht eine formbestimmende Correlation zwischen beiden Stadien noch die andere folgen: decken sich die Formverwandtschaften beider Stadien, oder decken sie sich nicht, ist ihre phyletische Entwicklung eine gleichmässige gewesen, oder nicht?

I. Raupe und Schmetterling verändern ihren Bau unabhängig von einander.

Eine vollständige Unabhängigkeit beider Stadien von einander zu behaupten, wäre sinnlos. Es versteht sich von selbst, dass eine gewisse Abhängigkeit bestehen muss, die Masse lebendigen Gewebes, organischen Stoffes, welche sich in der Raupe anhäuft, bedingt die Grösse des Schmetterlings, und die Menge organischen Stoffes, welchen das Ei des Schmetterlings birgt, bestimmt die Grösse des ausschlüpfenden Räupchens. Die in der Ueberschrift ausgesprochene Behauptung bezieht sich nur auf den Bau, sie will aber auch für diesen nicht eine absolute Unabhängigkeit in Anspruch nehmen, sondern nur eine relative, allerdings aber sehr hochgradige. Wenn es auch denkbar ist, dass irgend welche Abänderung im Bau des Schmetterlings eine correlative Abänderung im Bau der Raupe nach sich ziehe, so lassen sich doch solche Fälle bis jetzt nirgends nachweisen, vielmehr spricht Alles für eine beinahe vollständige Unabhängigkeit der beiden Stadien voneinander. Ganz etwas Anderes sind die indirekten Zusammenhänge, welche z. B. durch irgend einen Grad von Brutpflege zu Stande kommen. Sie fehlen bei Schmetterlingen fast vollständig, finden sich aber bei Dipteren und besonders bei Hymenopteren in jedem Grade. Schlupfwespen-Larven, welche im Innern anderer Insekten leben, bedingen (nicht immer, aber doch meistens) den Besitz eines Legestachels bei der weiblichen Imago, so dass also hier der Bau und die Lebensweise der Larve indirekt den Bau des vollendeten Insektes beeinflusst. Dies beruht aber nicht auf innern Bildungsgesetzen (Correlation), sondern auf der Wirkung äusserer Momente, denen sich der Organismus durch Naturzüchtung anzupassen sucht.

Ich lasse die Thatsachen sprechen.

Dass nicht jede Abänderung des *einen* Stadiums eine solche des *andern* nach sich zieht, geht schon aus jenen Arten hervor, bei welchen nur das *eine* Stadium dimorph oder polymorph ist.

So finden wir bei allen *saison-dimorphen Arten* die Raupen der in Zeichnung und Färbung oft weit differirenden Schmetterlings - Generationen vollkommen gleich. Umgekehrt lassen sich zahlreiche Fälle anführen, bei welchen die *Raupen* dimorph sind, während die Schmetterlinge nur in *einer* Form vorkommen (vergleiche die Abhandlung I dieses Heftes).

Es gibt aber auch Thatsachen, welche direkt zeigen, dass ein *jedes Stadium selbstständig abändern* kann, ohne dadurch das andere in Mitleidenschaft zu ziehen, ich meine die Thatsache, *dass ein jedes Stadium selbstständig variabel werden kann*, dass die Eigenschaft grosser Variabilität oder grosser Constanz keineswegs stets allen drei Stadien, Raupe, Puppe und Schmetterling in gleicher Weise zukommt, sondern dass bald die Raupe sehr variabel, der Schmetterling und die Puppe sehr constant ist, bald umgekehrt, bald auch alle drei Stadien gleich variabel oder gleich constant, wenn auch dieser letztere Fall nur selten eintrifft.

Wenn aber Variabilität soviel bedeutet, als die Periode der Neugestaltung einer Lebeform sei es in ihrer Totalität oder nur in einzelnen Charakteren oder Charakteren-Gruppen, so geht aus der einfachen Thatsache der *heterochronischen Variabilität der ontogenetischen Stadien hervor, dass dieselben einzeln umgeprägt werden können und dass die Umprägung eines Stadiums keineswegs die der andern nach sich zieht.* Dass aber Variabilität in allen Fällen, mag sie aus irgend welcher Ursache eingetreten sein, die Bedeutung hat, nach einer neuen Form überzuleiten, wer möchte das bezweifeln? Muss doch schon allein durch die fortgesetzte Kreuzung variabler Individuen zuletzt eine Ausgleichung der Unterschiede und damit wohl immer eine *neue*, wenn auch nicht immer sehr weit abweichende Constanz-Form eintreten!

Dass nun wirklich die einzelnen Entwicklungsstadien einer Art theils variabel, theils constant sein können, dass der variable oder constante Charakter des einen Stadiums ohne allen Einfluss

auf den des andern Stadiums bleibt, das mögen die folgenden Angaben bezeugen, welche zugleich auch sehr geeignet sind, Andeutungen über die Ursachen des Eintritts von Variabilität und damit also einen Beitrag zur Entscheidung der Haupt-Frage zu liefern, um welche sich diese Untersuchungen drehen.

Wenn ich in Folgendem von Variabilität spreche, so denke ich dabei nicht an das Vorkommen von Lokal- oder Zeit-Varietäten, sondern ich meine damit einen hohen Grad der individuellen Variabilität, ein bedeutendes Schwanken der Charaktere bei den Individuen ein und derselben Oertlichkeit, ja oft schon ein und derselben Brut. Constant nenne ich dagegen eine Art, bei welcher die Individuen eines kleineren oder auch eines grossen Gebietes nur sehr unbedeutend von einander abweichen. Gewöhnlich, aber doch nicht immer sind constante Formen zugleich solche, welche arm, variable Formen solche, welche reich an Lokal-Varietäten sind. Da die Begriffe »variabel« und »constant« immerhin sehr relative sind, so halte ich mich an möglichst extreme Fälle, in welchen also die individuellen Eigenheiten innerhalb sehr weiter, oder nur innerhalb sehr enger Grenzen schwanken.

Da über den Grad von Variabilität, den eine Art in den verschiednen Stadien ihrer Entwicklung aufweist, keinerlei Beobachtungen vorliegen, so war ich ganz auf eigene Beobachtungen angewiesen, wenigstens was das Raupen- und Puppenstadium betrifft, während mir für das Imago-Stadium die ungemein reichen Erfahrungen meines verehrten Freundes Herrn Dr. Staudinger, eine wesentliche Stütze waren.

Fassen wir zuerst nur die drei Hauptformen ins Auge, unter welchen jedes Schmetterlings-Individuum uns entgegentritt, nämlich Raupe, Puppe und Imago, so finden wir, in Bezug auf die Constanz oder Variabilität dieser drei Formen alle Combinationen thatsächlich in der Natur vorhanden, welche sich theoretisch ausdenken lassen.

1) Es gibt Arten, welche in allen drei Stadien einen hohen Grad von Constanz besitzen. So z. B. Sphinx Ligustri, Limenitis Camilla, Callimorpha Jacobaea, Pieris Brassicae.

2) Es gibt Arten, die in allen drei Stadien einen

hohen Grad von Variabilität besitzen. Doch muss dieser Fall selten sein, da ich nur Vanessa Prorsa-Levana dafür anführen kann. Der Grund liegt darin, dass das Puppenstadium überhaupt nur selten variabel ist.

3) Es gibt Arten, welche in zwei Stadien variabel, in dem dritten constant sind. Dahin gehört z. B. Smerinthus Tiliae, bei welchem Raupe und Schmetterling sehr variabel sind, die Puppe aber völlig constant und ganz ebenso verhält es sich bei Gastropacha Pini, dem berüchtigten Kiefernspinner. In anderer Combination zeigen dasselbe Verhalten manche Tagfalter, wie z. B. Vanessa Urticae und Polychloros, bei welchen Raupe und Puppe sehr variabel, der Schmetterling aber sehr constant ist; in geringerem Grade ist dasselbe auch bei Vanessa Atalanta der Fall, während bei Pieris Napi Puppe und Schmetterling variabel, die Raupe aber von einer merkwürdigen Constanz ist und ganz ebenso verhält es sich bei der meiner Theorie nach als Stammform von Napi aufzufassenden Lokalform var. Bryoniae (vergleiche das erste Heft dieser »Studien«).

4) Es gibt Arten, welche in zwei Stadien constant, und nur in dem dritten variabel sind.

So finden sich einige wenige Arten, bei welchen Raupe und Puppe constant, die Imago aber variabel ist. So bei Saturnia Yamamai, dessen Schmetterling bekanntlich in unzähligen Farben-Abstufungen von hellgelb bis zu grauschwarz hin variirt, während die grüne Raupe nur sehr geringe individuelle Verschiedenheiten der Zeichnung, gar keine der Färbung aufweist, und die Puppe völlig constant ist. Ebenso verhält es sich bei Euprepia Caja, Plantaginis, Hebe.

Sehr gross ist die Anzahl der Arten, welche zwar constante Schmetterlinge und Puppen, aber sehr variable Raupen besitzen. Ich lasse die mir bekannten Fälle hier folgen: Macroglossa Stellatarum, Fuciformis und Bombyliformis; Chaerocampa Elpenor, Celerio, Nerii, Deilephila Galii, Livornica Hbn , Hippophaes, Vespertilio, Zygophylli; Sphinx Convolvuli, Acherontia Atropos; Smerinthus Tiliae, Ocellata; Callimorpha Hera; Cucullia Verbasci und Scrophulariae.

Sehr selten sind die Fälle, in denen die Variabilität sich

lediglich auf das Puppenstadium bezieht, während Raupe und Imago in hohem Grade constant sind. So verhält es sich beim Tag-Pfauenauge, Vanessa Io, dessen Puppen heller oder dunkler braun, oder auch hell gelbgrün sind, während in den beiden andern Stadien kaum irgend welche leichte Nüancen der Färbung oder Abänderungen der sehr complicirten Zeichnung nachweisbar sind.

So rechtfertigen also die Thatsachen die oben vertretene Ansicht, dass die einzelnen Entwicklungsstadien sich selbstständig verändern, dass die in einem Stadium eingetretene Abänderung ohne Einfluss bleibt auf die vorhergehenden und nachfolgenden Stadien. Wäre dem nicht so, so könnte unmöglich irgend ein Stadium variabel werden, ohne dass nicht zugleich auch alle andern Stadien variabel würden. Bestände eine Correlation zwischen Raupe, Puppe und Schmetterling derart, dass jede Aenderung der Raupe eine entsprechende Aenderung des Schmetterlings nach sich zöge, so würde auch — sobald eine grössere Anzahl von Charakteren der Raupe ins Schwanken geriethe, d. h. sobald die Raupe variabel würde — nothwendig auch eine grössere Anzahl von Charakteren des Schmetterlings schwankend werden, d. h. er müsste ebenfalls variabel werden.

Eine einzige andere Auslegung könnte etwa vom Standpunkte der alten Species-Lehre versucht werden. Man könnte sagen, es sei eben die Eigenthümlichkeit gewisser Raupen- oder Schmetterlingszeichnungen, variabel, die andrer aber constant zu sein und da Zeichnung der Raupe und des Schmetterlings bei einer Art meist ganz verschieden sei, so könne es sich leicht treffen, dass einem Schmetterling von constanter Zeichnungsart eine Raupe zugehöre, welche variable Zeichnungsart besitze.

Ein Korn Wahrheit läge einem solchen Einwurf auch zu Grunde, denn es ist richtig, dass die verschiedenen Zeichnungsformen, welche bei Schmetterlingen vorkommen, einen ziemlich verschiedenen Grad von Constanz erlangen.

Wenn man deshalb von Constanz und Variabilität einer Art spricht, meint man etwas Anderes, wenn es sich um eine Sphinx-Art, als wenn es sich um eine Euprepia-Art handelt. Was bei der Letzteren schon für einen hohen Grad von Constanz gilt, wäre bei der Ersteren noch immer ein ziemlicher Grad von Variabilität. Es ist in Bezug auf die Frage von den Ursachen der Constanz von In-

teresse, dass die Fähigkeit einer Zeichnungsform, einen hohen Grad von Constanz zu erlangen, keineswegs im umgekehrten Verhältniss zur Complication dieser Zeichnung steht, wie man doch a priori erwarten sollte.

So besitzen die Arten der Gattung Sphinx und Verwandte auf ihren meist unscheinbar grau, weiss und schwarz melirten Vorderflügeln ein äusserst complicirtes Gewirr von Linien, die aber bei den constanten Arten einen hohen Grad von Constanz zeigen, während die weit plumper gezeichneten bunten Vorderflügel unserer sogen. »Bärenschmetterlinge« (Arctiidae) auch bei den constantesten Arten immer noch ganz wohl merkliche individuelle Unterschiede aufweisen. Es muss also bei den verschiedenen Zeichnungsgruppen mit verschiednem Masse gemessen werden.

Dies zugegeben, ist aber entschieden zu bestreiten, dass Constanz und Variabilität inhärente Eigenschaften gewisser Zeichnungsformen sind.

Es geht dies einfach daraus hervor, dass innerhalb eines bestimmten Zeichnungstypus sowohl Arten von grosser Constanz, als solche von (relativ) grosser Variabilität stehen.

So zeigen uns die Vorderflügel von Sphinx Ligustri und Convolvuli die äusserste Constanz, während der ganz ähnlich gezeichnete Sphinx (Anceryx) Pinastri recht variabel ist. So ist Deilephila Euphorbiae, der Wolfsmilchschwärmer bekannt wegen seiner grossen Variabilität in Färbung, wie in Zeichnung, während die zum Verwechseln ähnliche Deil. Galii einen sehr hohen Grad von Constanz besitzt und wiederum die den Inseln Corsica-Sardinien eigene Deil. Dahlii sehr variabel ist. Aus der Familie der Arctiiden ist Callimorpha Hera ein Beispiel für Constanz, ebenso die alpine Arctia Flavia, während die der letzteren so ähnliche Arctia Caja überaus variabel ist, so dass man kaum zwei völlig gleiche Individuen zusammensuchen kann.

Dasselbe lässt sich von Raupenzeichnungen nachweisen. So zeigt die Raupe von Deilephila Dahlii eine sehr bedeutende Variabilität, während die von D. Galii in der Zeichnung (abgesehen von der Grundfarbe) sehr constant ist. So ist die Raupe von Vanessa Urticae sehr variabel, die von V. Antiopa sehr constant u. s. w.

Die grossen Unterschiede in Betreff der Constanz oder Varia-

bilität, welche die verschiednen Stadien ein und derselben Art aufweisen, müssen demnach ihren Grund anderswo haben, als in dem Typus der Zeichnung selbst. Er muss darin liegen, dass die einzelnen Stadien sich unabhängig von einander verändern, zu ganz verschiedner Zeit in eine neue Variabilitäts-Periode eintreten können.

Wir werden hier schon im Voraus auf die Haupt- und Grundfrage geführt: kommt der Anstoss zur Veränderung von aussen oder von innen, ist es die physische Natur des Organismus, welche vielleicht nach Ablauf gewisser Zeiträume, spontan zur Neugestaltung treibt, oder entstehen Neugestaltungen nur dann, wenn sie direkt oder indirekt durch die äussern Lebensverhältnisse hervorgerufen werden.

In dem vorliegenden Falle deuten die Thatsachen unzweifelhaft auf eine völlige Abhängigkeit der Umgestaltungen von äussern Lebensbedingungen.

Das selbstständige Auftreten von Variabilität in den einzelnen Stadien der Metamorphose könnte zwar wohl auch für nur scheinbar gehalten werden. Man könnte versuchen, die Umgestaltung aus rein innerem Anstoss, aus einer phyletischen Lebenskraft trotzdem aufrecht zu erhalten, indem man annähme, dieselbe wirke periodisch, so zwar, dass zuerst das eine, dann das folgende Stadium variabel werde, bis schliesslich die ganze Art umgewandelt sei.

Es liess sich dagegen wenig einwenden, denn, sobald man überhaupt einmal zu gänzlich unbekannten Kräften seine Zuflucht nimmt, lässt sich auch ihr Wirkungsmodus nach Willkür ausdenken, stetig oder periodisch.

Allein gesetzt, eine solche Umwandlungskraft existirte und wirke periodisch, so müsste die Variabilität doch immer in bestimmter Richtung über die verschiedenen Stadien weggleiten, etwa wie eine Welle über die Wasserfläche, es müssten Schmetterling, Puppe und Raupe oder Raupe, Puppe und Schmetterling successiv variabel werden. Fälle, wie der von Vanessa Prorsa, in welchem alle drei Stadien variabel sind, liessen sich allenfalls noch erklären, allein jene andern, in welchen Raupe und Imago äusserst variabel, die Puppe aber völlig constant ist, spotten einer jeden Erklärung von diesem Standpunkt aus.

Sie erklären sich aber sehr einfach, wenn wir die Abänderungen von äussern Einwirkungen abhängig denken. Und zwar verstehen wir von diesem Gesicktspunkte aus nicht nur, wie es möglich ist, dass ein mittleres Stadium von der Umwandlung unbehelligt bleibt, in welcher die beiden andern begriffen sind, sondern wir verstehen auch, warum gerade das Puppenstadium so häufig diese Rolle spielt.

Stellen wir die Frage, warum sind die meisten Puppen constant und nur verhältnissmässig sehr wenige variabel, so liegt die Antwort in der Thatsache, dass alle Puppen, welche in der Erde oder im Innern von Pflanzen (Sesien) verborgen ruhen, oder durch dichte Gespinnste geschützt sind, völlige Constanz zeigen, sowie dass Variabilität in irgend höherem Betrag nur bei solchen Puppen vorkommt, welche frei liegen oder frei aufgehängt sind. Dies steht in genauem Zusammenhang mit der Thatsache, auf die ich bei einer früheren Gelegenheit*) aufmerksam gemacht habe, dass nämlich Dimorphismus bei einigen Puppen vorkommt, aber nur bei solchen, welche frei liegen, also den Blicken ihrer Feinde ausgesetzt sind. Mir sind solche Fälle nur von Tagfalterpuppen bekannt, und auch Variabilität in irgend höherem Betrage habe ich nur unter ihnen gefunden.

Deuten schon diese Thatsachen darauf hin, dass die Natur nicht nutzlos mit Formen spielt, sondern dass Abänderungen auf diesem Gebiete wenigstens nur auf einen äussern Anstoss hin erfolgen, so spricht die grosse Häufigkeit der Variabilität bei Raupen, ihre relative Seltenheit bei den Imagines ohne Zweifel für dieselbe Anschauung.

Es wurde oben angeführt, dass die Arten mit variabler Raupe und constanter Imago äusserst häufig seien, die aber mit constanter Raupe und variabler Imago sehr selten.

Darin liegt einmal die Bestätigung des oben schon gezogenen Schlusses, dass die Variabilität der Imago ihre Ursache nicht in der Variabilität der Raupe haben kann und zweitens, dass die Ursachen, welche Variabilität hervorrufen, häufiger den Raupen- als den Imago-Zustand treffen.

---

*) Ueber den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung Leipzig 1872. Seite 20.

Wo könnten aber diese Ursachen anders gesucht werden, als in den äussern Lebensbedingungen, die für beide Stadien so ungemein verschieden, für die Raupen aber ungleich wechselnder sind, als für die Imagines?

Man nehme die Arten einer Gattung, z. B. der Sphingiden-Gattung Deilephila Die Imagines unsrer europäischen Arten leben alle — soweit wir es wissen — genau auf die nämliche Weise, alle fliegen in der Dämmerung *), saugen ihre Nahrung mit Vorliebe aus denselben Blumen und besuchen sehr häufig dieselben Orte, so dass man auf dem Flugplatze einer dieser Arten fast immer noch eine oder die andere derselben antrifft, falls dieselbe in der betreffenden Gegend überhaupt vorkommt. Ebenso sind die Verstecke, welche sie bei Tag aufsuchen, die gleichen und die Feinde sind die gleichen, von denen sie verfolgt werden.

Ganz anders bei den Raupen. Hier leben auch die nächstverwandten Arten unter ziemlich verschiedenen Lebensbedingungen, wie schon allein daraus hervorgeht, dass sie auf eine andere Nahrungspflanze angewiesen sind. Dies kann aber sowohl direkt Abänderungen hervorrufen, als indirekt. Die Raupe kann sympathische Färbungen und nachahmende Zeichnungen annehmen und diese müssen je nach Farbe und Bau der Nahrungspflanze andere sein, sie kann aber auch auffallende Färbungen, als »Widrigkeitszeichen«, anzunehmen streben, falls sie nämlich für die wesentlichsten Raupenfeinde ungeniessbar ist, und dann wird wiederum der Grund und Boden, auf dem sie lebt, bestimmend auf die zu wählende (sit venia verbo!) Contrastfarbe etc. wirken. Aber auch gewisse Lebensgewohnheiten der Raupe werden von der Nahrungspflanze abhängig sein. Wenn z. B. Deilephila Hippophaes nur bei Nacht frisst, bei Tage aber am Fusse ihres Nahrungsbusches sich unter Moos und Blättern verbirgt, so würde Deil. Euphorbiae eine solche Gewohnheit nicht annehmen können, weil Euphor. Cyparissias auf trocknem, pflanzenarmem Boden wächst, der kein Versteck bietet und weil eine Raupe, so lange sie überhaupt noch frisst, sich nie weit von ihrer Nahrungspflanze entfernen kann und thatsächlich auch nie weit von ihr ent-

---

*) Deilephila Lineata ist auch schon in einzelnen Fällen bei Tage an Blumen schwärmend gesehen worden.

fernt. Auch ein Verstecken durch Einwühlen in den Boden, wie es z. B. bei Acherontia Atropos vorkommt, könnte von Deil. Euphorbiae nicht ausgeführt werden, da die Nahrungspflanze — in der Regel wenigstens — auf trocknem, steinigen und harten Boden wächst.

Nehmen wir nun noch hinzu, dass auch die Feinde der Raupe andere sein werden, je nachdem dieselbe auf einer Pflanze lebt, welche als Niederholz Flussufer begleitet und dort oft ein förmliches Dickicht auf weite Strecken hin bildet (Hippophae) oder sich als Kraut frei und schutzlos über dem ganz fehlenden oder ganz niedern und spärlichen Graswuchs trockner Abhänge und Hügel erhebt, je nachdem sie in Zusammenhang mit solchen Lokalverschiedenheiten die Gewohnheit angenommen hat, nur bei Nacht zu fressen oder auch bei Tage, so werden wir eingestehen müssen, dass in der That die Anstösse zu neuen Anpassungen, Verbesserungen, also allgemein ausgedrückt Anstösse zu Abänderungen, soweit sie von der Aussenwelt herkommen, ungleich häufiger eintreten müssen bei Raupen als bei Schmetterlingen, dass also auch Abänderungen und jener Zustand von Variabilität, welchen wir als Einleitung einer Abänderung betrachten dürfen, häufiger bei Raupen sich finden muss, als bei Schmetterlingen.

Da nun die Thatsachen mit dem Ergebniss dieser apriorischen Erwägung vollkommen übereinstimmen, so darf also weiter zurückgeschlossen werden, so muss auch die Grundlage dieser Erwägung als richtig gelten, die Voraussetzung nämlich, dass Abänderungen in Färbung und Zeichnung bei Raupen, Puppen und Schmetterlingen nur auf Anstoss von aussen erfolgen.

Dies darf aber nicht so verstanden werden, als ob auch die einzelnen Stufen der Raupenentwicklung nur auf äussern Anstoss hin abändern könnten. Die Raupenstadien stehen miteinander in Correlation, wie oben (Abhandlung I.) nachgewiesen wurde, die neuen Charaktere entstehen im lezten Stadium, bei der erwachsenen Raupe, rücken dann aber später langsam auch auf die jüngeren Stadien zurück und zwar in hohem Grade unabhängig von äusseren Einflüssen, lediglich nach den Gesetzen der Correlation. Naturzüchtung übt dabei nur einen sekun-

dären Einfluss aus, indem sie die Uebertragung auf die jüngeren Stadien befördern oder aber hindern kann, je nachdem die betreffenden neuen Charaktere für die jüngeren Stadien nützlich oder schädlich sind.

Wie nun bei der ersten Erwerbung eines neuen Charakters sich bedeutende individuelle Unterschiede zeigen in Bezug auf die Schnelligkeit und Vollständigkeit, womit sich die Einzelnen die Erwerbung aneignen, ähnlich wird es sich auch bei der Uebertragung einer im letzten Stadium errungenen Verbesserung auf das zunächst jüngere Stadium verhalten. Der neue Charakter wird von verschiednen Individuen in verschiednem Grade und verschieden schnell angenommen werden, er wird gewissermassen einen Kampf mit den alten Charakteren des Stadiums zu bestehen haben, kurz das jüngere Stadium wird variabel werden.

Man könnte sehr wohl diese Art der Variabilität als sekundäre Variabilität der primären gegenüberstellen; diese (die primäre) beruht auf ungleicher Reaction der individuellen Organismen auf äussern Reiz, jene (die sekundäre) auf ungleich racher und starker Action der im Innern des Organismus waltenden Bildungsgesetze.

Das äussere Bild der Variabilität wird in beiden Fällen das gleiche sein, aber die Ursache, die es hervorruft, ist eine andere.

So wird auch hier bei den einzelnen Stadien der Raupenentwicklung häufig der Anschein entstehen, als könnten auch sie selbstständig abändern, wie das Stadium der Puppe oder des Schmetterlings, da auch sie einzeln das Bild der Variabilität darbieten können, während die andern Entwicklungsstufen constant bleiben. In Wahrheit aber beruht dies auf Täuschung, denn hier ist es in der That gewissermassen eine Variabilitäts-Welle, welche über die verschiedenen Entwicklungsstufen von oben nach unten langsam hingleitet, nach unten zu immer schwächer werdend bis zum völligen Verschwinden.

Wir finden dementsprechend sehr häufig nur das letzte Stadium oder die beiden letzten variabel, die jüngeren aber constant.

So sind bei Macroglossa Stellatarum die Raupen im ersten, zweiten und dritten Stadium constant, im vierten werden

sie variabel, aber erst im fünften nehmen sie jenen hohen Grad von Variabilität an, der oben im Näheren beschrieben wurde (siehe Taf. I, Fig. 3—12).

So sind auch die Raupen von Vanessa Cardui nach meinen Aufzeichnungen trotz complicirter Zeichnung äusserst constant in den vier ersten Stadien, im fünften aber werden sie variabel, wenn auch nicht in hohem Grade. Auch bei Smerinthus Tiliae, Ocellata und Populi gehört die hochgradige Variabilität der Raupen nur den letzten Stadien an, die vorhergehenden sind sehr constant. Dies liegt keineswegs etwa daran, dass bei den jungen Raupen die Zeichnung meist einfacher, also auch weniger variationsfähig ist. Es kommt auch das Umgekehrte vor. Etwa so wie beim Tapir und Wildschwein die Jungen längsstreifig sind, während die reifen Thiere nur eine einfache Farbe aufweisen, so besitzen die jungen Räupchen von Saturnia Yamamai schwarze Längsstreifen auf gelbem Grunde, während schon in Stadium 2 einfaches Grün an die Stelle der complicirten, aber völlig constanten Zeichnung tritt. Wenn die jüngeren Stadien so häufig constant sind, so rührt dies vielmehr daher, dass die Uebertragung eines neuen Charakters auf die jüngeren Stadien nicht nur sehr allmälig, sondern auch mit stets abnehmender Energie vor sich geht, gewissermassen so, wie eine physikalische Bewegung durch die Widerstände allmälig immer langsamer wird bis zum völligen Stillstand. Es mag weiter auch darin seinen Grund haben, dass die Charaktere erst dann übertragen werden, wenn sie in den letzten Stadien bereits fixirt, also nicht mehr schwankend sind, woraus vielleicht eine grössere Gleichmässigkeit der Uebertragung abgeleitet werden darf, also ein geringerer Grad von Variabilität, als er bei der ersten Entstehung des betreffenden Charakters vorhanden sein musste. Ausgedehntere und speciell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen müssten angestellt werden, sollten die Gesetze, nach welchen das Zurückrücken neuer Charaktere stattfindet, im Genaueren festgestellt werden. Erst solche Untersuchungen würden mit Sicherheit auf die Ursachen schliessen lassen, durch welche die geringere Variabilität der jüngeren Raupenstadien bedingt wird.

Es kommt übrigens auch vor, dass die ersten Stadien variabel, die späteren constant sind, doch scheint dies

der seltnere Fall zu sein. So sind die Räupchen von Gastropacha Quercifolia (Kupferglucke) in Stadium 2 merklich variabel, später aber nicht mehr und ebenso ist es mit Spilosoma Urticae, die im zweiten Stadium beinah dimorph zu nennen ist, später aber wieder constant wird.

Am seltensten scheint das erste Stadium variabel zu sein. Ich kenne nur einen solchen Fall in Sphinx Pinastri, dessen frisch aus dem Ei geschlüpfte Räupchen (Taf. IV, Fig. 53) schon bedeutende Verschiedenheiten in den braunschwarzen Mondflecken auf dem Kopfschild erkennen lassen. Stadium 2 (Fig. 54), 3 und 4 ist dann ziemlich constant, Stadium 5 aber sehr variabel.

Ein derartiger Befund würde sich durch die Annahme von zwei Variationswellen leicht verstehen lassen, deren erste nur noch auf Stadium 1 ruht, während die zweite gewissermassen grade erst auf Stadium 5 begonnen hat. Einer solchen Annahme stünden keinerlei theoretische Bedenken entgegen, vielmehr hätte sie viel Wahrscheinlichkeit für sich, da wir ja wissen, dass die Arten von Zeit zu Zeit neuen Umgestaltungen unterliegen und da die Vereinigung mehrerer phyletischer Entwicklungsstufen innerhalb der Ontogenese ein und derselben Art (siehe S. 41: Entwicklung der Gattung Deilephila) beweist, dass während des Zurückrückens eines Charakters neue Charaktere im Endstadium der Ontogenese auftreten können, ja sogar sehr häufig zu einer Zeit auftreten, zu welcher der nächstjüngste Charakter noch lange nicht bis zum Anfangsstadium zurückgerückt ist.

Dafür, dass diese sekundäre Variabilität gewissermassen durch den Kampf der alten Charaktere mit den neuen zu Stande kommt, welche von oben nach unten herabzurücken bestrebt sind, wüsste ich kein schöneres Beispiel, als die Raupe unseres kleinen Nachtpfauenauges, Saturnia Carpini, welche ich viele Jahre hindurch auf diesen Punkt hin beobachtet habe.

Wenn diese Räupchen das Ei verlassen, sind sie schwarz, im erwachsenen Zustand dagegen beinahe hellgrün, wenigstens in einer Lokalform, die ich nach ihrem Fundort in der Nähe von Genua die var. Ligurica nennen will.

Während nun diese beiden Endstadien der Entwicklung eine relative Constanz besitzen, zeigen die mittleren Stadien eine Variabilität, die um so hochgradiger wird, je mehr man sich dem letzten

Stadium nähert und zwar beruht das Schwanken in der Zeichnung einfach auf einem Kampf des Grün mit dem von Alters her überkommenen Schwarz und es entstehen so, namentlich im vierten Stadium der deutschen Lokalform eine unglaubliche Menge der verschiedensten Zeichnungen, die aber alle aus dem angegebenen Gesichtspunkt sehr leicht sich verstehen lassen.

Die einfachere, und wie ich glaube, auch die ältere Form der Umwandlung liegt uns in der Lokalform var. Ligurica vor.

Diese besitzt nämlich im letzten Stadium bei einer Länge von 7,5 Cent. eine schön hellgrüne Farbe ohne jede Spur von schwarzer Zeichnung (Fig. 77). Alle Individuen sind gleich*), auch in der Färbung der sechs orangefarbenen Warzenknöpfe, die auf jedem Segment stehen, das Stadium ist also völlig constant.

Unsere deutsche Sat. Carpini verhält sich im fünften Stadium anders.

Allerdings kommen auch hier einzelne Individuen vor, welche ganz Grün sind, ohne jedes Schwarz, allein sie sind selten, die Masse besitzt einen mehr oder weniger breiten schwarzen Ring, der mitten über das Segment hinzieht (Fig. 78 u. 79). Vermittlungs-Formen werden dann durch solche Individuen gebildet, bei welchen die schwarze Binde zerfallen ist in einzelne schwarze, mehr oder minder grosse Flecke um die Basis der Warzenknöpfe her (Fig. 80). So ist also das letzte Stadium der deutschen Lokalform im Gegensatz zu der Genueser Lokalform sehr variabel.

Uebrigens unterscheiden sich die beiden Formen keineswegs blos durch mehr oder weniger vorgerückte phyletische Entwicklung, sondern auch sonst noch in mehreren Punkten.

Da es von grossem theoretischen Interesse ist, festzustellen, dass eine Art sich nur in dem einen Stadium der Raupe lokal verschieden entwickeln kann, so will ich das Thatsächliche hier gleich anfügen.

Die Unterschiede liegen darin, dass die Genueser Lokalform fünf, die Deutsche, wie die meisten Raupen, nur vier Häutungen

---

*) Ich habe allerdings nur eine Brut aufgezogen, die aber aus fünfzig Individuen bestand. Es wäre interessant zu wissen, ob diese Abart der Raupe über ganz Südeuropa verbreitet ist.

durchmacht; ferner darin, dass die Genueser Form das lichte Grün, welches auch die deutsche Form im vierten Stadium besitzt, sobald es einmal bei ihr aufgetreten ist, bis zu Ende der Raupenentwicklung beibehält, während die deutsche Form es im fünften Stadium mit einem düstern Graugrün vertauscht (vergl. Fig. 77 u. 78).

Sehr merkwürdig ist dann eine Differenz in den früheren Stadien, die uns beweist, dass der phyletische Umwandlungsprocess bei beiden Formen seine ganz selbstständigen Wege gewandelt ist. Da der Kampf des Grün mit dem Schwarz — um in diesem Bilde zu bleiben — im letzten Stadium der Genueser Form völlig beendet erscheint, so sollte man erwarten, dass die neue Färbung, das Grün, nun auch bereits weiter auf die jüngeren Stadien hinübergerückt sei, als bei der deutschen Form, und doch ist das nicht der Fall, ja sogar umgekehrt, das Schwarz behauptet bei der italienischen Form länger das Feld, als bei der deutschen.

Bei der Genueser Form sind die beiden ersten Stadien vollständig schwarz, im dritten erst tritt dazu ein orangegelber Seitenstreif auf. Bei der deutschen Form erscheint dieser Streif schon im zweiten Stadium und nicht selten treten über ihm, wenigstens auf den mittleren Segmenten gelbe Höfe um einige der Warzenknöpfe der mittleren Reihe hinzu. Im dritten Stadium aber ist das Gelb (und dies ist nur der Vorläufer des späteren Grün) noch weiter ausgebreitet, so dass nicht selten die Raupen orangefarbig aussehen und nur die Warzenknöpfe zum Theil oder alle noch schwarz sind und ausserdem noch einzelne Flecken und Streifen (Fig. 66 und 68). Oft sind auch nur die Knöpfe gelb und der Grund bleibt grossentheils schwarz, kurz die helle Farbe ist bereits in vollem Kampfe mit dem Schwarz und eine unendliche Reihe von Variationen ist die Folge dieses Kampfes während in demselben Stadium der Genueser Form eine beinah vollständige Constanz herrscht.

Diese bleibt auch noch im folgenden, vierten Stadium, denn auch jetzt noch bleibt die Raupe tief schwarz und nur der jetzt heller gelbe (schwefelgelbe) Seitenstreif deutet auf die bevorstehende Umwandlung (Taf. IV, Fig. 67).

Diese erfolgt dann erst im fünften Stadium, mit welchem plötzlich und ohne Vermittlung ein helles Grün die Grundfarbe wird und vom Schwarz höchstens noch Spuren am Vorderrand der Segmente übrigbleiben.

Es ist dieselbe Zeichnung, welche das vierte Stadium der deutschen Form darbietet, nur dass hier Individuen ohne alles Schwarz nicht vorkommen, vielmehr bei Vielen das Schwarz noch immer die Grundfarbe bildet und das Grün nur in Gestalt einzelner Flecke auftritt (Fig. 71—75). Bei andern freilich herrscht das Grün bei Weitem vor und zwischen beiden zeigt sich eine Unzahl von Mittelformen, so dass dieses Stadium als das variabelste von allen bezeichnet werden muss.

Das sechste Stadium der Genueser Form und das fünfte der deutschen wurden bereits gegeneinander gehalten. So bekämen wir also folgendes Schema:

A. Deutsche Form:	B. Genueser Form:
Stadium I. 9 Tage. Schwarz; constant.	9 Tage. Schwarz; constant.
Stadium II. 8 Tage. Schwarz mit orangegelbem Seitenstreif; variabel.	11 Tage. Schwarz; constant.
Stadium III. 5 Tage (in andern Fällen bis zu 16 Tagen). Schwarz mit Gelb; sehr variabel.	12 Tage. Schwarz mit orangegelbem Seitenstreifen; constant.
Stadium IV. 16 Tage (in einigen Fällen nur 5 Tage). Hellgrün mit Schwarz gemischt; sehr variabel.	6 Tage. Schwarz mit hellgelblichem Seitenstreif; constant.
Stadium V. 6 Tage (oft auch mehr). Dunkelgrün m. schwarzer Binde oder auch ohne; variabel.	6 Tage. Hellgrün mit geringen Resten von Schwarz; variabel.
Stadium VI. Verpuppung.	18 Tage. Hellgrün ohne jegliches Schwarz; constant.
	Stad. VII. Verpuppung.

Aus dieser Zusammenstellung ersieht man, dass der Transformations-Process bei der Genueser Form wenigstens vorläufig abgeschlossen ist.

Warum das Zurückrücken der neuerworbenen Charaktere auf die jüngeren Stadien noch nicht erfolgt, oder nicht wenigstens im Gange ist, lässt sich nicht angeben; ebensowenig, ob es später noch erfolgen wird, obgleich dies vermuthet werden darf. Augenblicklich scheint nur noch eine relativ kurze Zeit erforderlich, bis das einzige noch im Fluss begriffene (variable) Stadium V durch fortgesetzte Kreuzung constant wird, wie alle andern Stadien.

Dass bei der deutschen Form die Transformation noch in vollem Gange, zeigt schon die Thatsache, dass hier alle Stadien, mit Ausnahme des ersten variabel sind, das zweite nur schwach, das dritte schon viel stärker, das vierte im denkbar höchsten Grade, das fünfte und letzte aber wieder weniger stark, so dass also der stärkste Kampf des Alten mit dem Neuen im vierten Stadium stattfindet.

Aus der Unzahl von Variationen, welche dieses Stadium darbietet, kann man eine geschlossene Reihe von Uebergängen herstellen, welche den allmäligen Sieg des Grün über das Schwarz illustriren und Schritt für Schritt den Weg nachweisen, den das Grün dabei genommen hat.

Am schwärzesten Individuum ist Nichts grün, als der im vorhergehenden Stadium gelbe Seitenstreif (Infrastigma-Streif), sowie ein halbmondförmiger Streif an der Basis der mittleren und ein noch kleinerer Halbmond an der Basis des oberen Warzenknopfs (Fig. 71 und 81). Bei helleren Individuen sind dann diese Flecke gewachsen, haben sich einander bis auf schmale Brücken genähert und es hat sich ihnen ein dritter Fleck am Hinterrand der Warzen beigestellt (Fig. 72 und 82). Alle drei Flecke dehnen sich nun nach allen Seiten hin aus, doch so, dass lange Zeit immer noch schmale schwarze Grenzlinien da übrigbleiben, wo sie bei ihrem Wachsen aneinander stossen. Häufig resultirt daraus eine wahre Hieroglyphenschrift auf dem grünen Grund (Fig. 85, 86). Zuletzt verschwindet das Schwarz am Vorderrand und in der Mittellinie des Rückens, wo es sich als T förmige Figur noch erhält (Fig. 73, 74), wenn es sonst schon überall bis auf kleine Reste durch das Grün verdrängt ist.

Eines blieb mir in theoretischer Beziehung lange Zeit unerklärlich, nämlich die Aenderung des Hellgrün in Dunkelgraugrün, welche im letzten Stadium im Zusammenhang mit einer totalen Veränderung der schwarzen Zeichnung auftritt.

Man sollte erwarten, falls neue Charaktere wirklich nur im letzten Stadium erworben, von diesem aus aber auf die jüngeren Stadien übertragen werden, im letzten Stadium dieselbe Zeichnung und Färbung in vollkommner Ausbildung vorzufinden, welche das vierte Stadium mehr oder minder unvollständig besitzt. Da nun die Entwicklungstendenz des vierten Stadiums — wenn man so sagen darf — auf Beseitigung des Schwarz und auf Alleinherrschaft des Grün offenbar hinauszielt, so müsste man in Stadium V eine hellgrüne Grundfarbe, entweder ohne alle Beimischung von Schwarz oder doch mit solchen schwarzen Flecken und Strichen, wie sie als Reste der ursprünglichen Grundfarbe schon im Stadium IV übrig geblieben waren, zu finden erwarten. Statt dessen zeigt das fünfte Stadium ein dunkleres, matteres Grün und eine mehr oder minder entwickelte schwarze Zeichnung, welche sich aus der des vierten Stadiums durchaus nicht ableiten lässt!

Erst die in vorigem Jahr beobachtete Genueser Lokalform brachte mir insoweit Aufschluss, als bei ihr in der That das letzte Stadium nur das potenzirte vorletzte ist, oder richtiger ausgedrückt, dass bei ihr dieselben Charaktere, welche heut das letzte Stadium kennzeichnen, schon mehr oder weniger vollständig auf das vorletzte zurückgerückt sind.

Das scheinbar paradoxe Verhalten der deutschen Form würde sich durch die Annahme erklären lassen, dass ehe noch das reine Hellgrün sich vollständig auf das vorletzte Stadium übertragen hatte, im letzten Stadium schon wieder eine Aenderung auftrat: Verdunkelung der grünen Grundfarbe und Bildung schwarzer Querbänder. Dann würde man die Zeichnung dieses Stadiums umgekehrt zu deuten haben, als die des vorhergehenden: das Fehlen von Schwarz wäre der ältere, einfache schwarze Flecken an der Basis der Warzenknöpfe der zunächst folgende, ein zusammenhängendes schwarzes Querband der vorgeschrittenste Zustand dieser Entwicklung.

Ob diese Deutung richtig ist, und wenn sie es ist, welche Ur-

sachen die abermalige Aenderung hervorgerufen haben, das wird vielleicht dereinst die Vergleichung mit der Ontogenese anderer Saturnien lehren, einstweilen lässt sich diese Annahme noch von einer andern Seite her durch das Verhalten der Genueser Lokalform stützen. Wenn wirklich das letzte Stadium der deutschen Form schon wieder eine neue Umgestaltung begonnen hat, dann ist diese Varietät weiter vorgerückt in der phyletischen Entwicklung, als die Genueser, dann entspricht es ganz der Theorie, dass bei ihr das Vorrücken der lichten Farbe (des Orange, als Einleitung zur Umfärbung in Grün) schon bis in das zweite Stadium der Ontogenese herabreicht, während bei der Genueser Varietät selbst im vierten Stadium nur die ersten Anfänge der Umfärbung sich zeigen.

Die Genueser Form hält gewissermassen die Mitte zwischen der deutschen Form von Saturnia Carpini und der im Osten Deutschlands einheimischen nächstverwandten Art Sat. Spini. Bei dieser Letzteren sind nämlich die Raupen auch im erwachsenen Zustand vollkommen schwarz mit gelben Warzenknöpfen. Diese Raupenform müsste also für die phyletisch älteste gehalten werden und dies stimmt sehr gut mit dem Verhalten des Schmetterlings. Dieser unterscheidet sich von Saturnia Carpini wesentlich nur dadurch, dass er nicht sexuell dimorph ist. Bei Carpini besitzt das Männchen eine weit lebhaftere Färbung als das Weibchen, letzteres aber gleicht so vollständig dem Weibchen von Spini, dass es — besonders in den etwas grösseren südeuropäischen Exemplaren — durchaus nicht von ihm zu unterscheiden ist. Da nun die einfachere Färbung des Weibchens jedenfalls als die ursprüngliche angesehen werden muss, so müssen wir auch Spini, bei welcher beide Geschlechter diese Färbung besitzen, für die phyletisch ältere Form halten, Carpini aber, bei der die Männchen eine andere Farbe angenommen haben, für die jüngere. Dies stimmt genau mit dem Verhalten der Raupen.

Es sei hier noch erwähnt, dass ich mir auch die Frage vorgelegt habe, ob die Variationen der verschiedenen Raupenstadien in ursächlichem Zusammenhang miteinander stehen, so also dass etwa die hellsten Individuen des fünften Stadiums auch die hellsten des vierten und dritten gewesen sind.

Klar ist eine solche Beziehung nur zwischen Stadium III und IV; die dunkelsten Raupen von Stadium III werden zu den dunkleren Varietäten von Stadium IV, während freilich die helleren zum Theil auch dunkle Varietäten in Stadium IV werden. Zwischen Stadium IV und V ist gar kein derartiger Zusammenhang zu erkennen; so wurde einmal die dunkelste Raupe der dunkelsten Variation von Stadium IV die hellste Raupe von Stadium V, in andern Fällen aber entstanden aus den hellsten Individuen von Stadium IV alle möglichen Abstufungen von Stadium V. Ich unterlasse nähere Angaben. Das negative Resultat kann nicht überraschen, es ist eine nothwendige Folge der unausgesetzt stattfindenden Kreuzung.

Somit sehen wir zwar die Hauptstufen der Schmetterlings-Entwicklung (Raupe, Puppe, Schmetterling) unabhängig voneinander ihre Färbungen verändern, die einzelnen Stadien des Raupenlebens aber in grosser Abhängigkeit voneinander, so zwar, dass dem letzten Stadium ein neuer Charakter nicht hinzugefügt werden kann, ohne dass derselbe sich auch auf das zunächst jüngere Stadium im Laufe der Zeit übertrüge und von diesem in noch späterer Zeit auch auf die jüngsten Stadien hinüberzöge falls er nicht schon vorher durch unbekannte Gegenkräfte in seinem Laufe aufgehalten werden kann, über welch letzteren Punkt die vorliegenden Thatsachen noch kein ausreichend sicheres Urtheil gestatten.

Warum aber verhalten sich die einzelnen Stufen des Raupenstadiums in dieser Hinsicht so ganz verschieden von den Hauptstadien der ganzen Entwicklung? warum stehen erstere in genauester Correlation, letztere aber nicht? Wenn überhaupt neue Charaktere die Tendenz haben auf die jüngeren Stadien der Ontogenese übertragen zu werden, warum gehen nicht auch neue Charaktere des Schmetterlings auf die Puppe und zuletzt auf die Raupe über?

Die Antwort ist nicht weit zu suchen. Eine Correlation wird um so weniger stattfinden können, je weiter zwei Stadien einer Art in ihrem Bau voneinander abweichen, sie wird um so mächtiger wirken, je mehr dieselben in morphologischer Beziehung sich nahe stehen. Es lässt sich leicht einsehen, dass je mehr zwei aufeinanderfolgende Stadien in Bau und Lebensweise auseinandergehen,

es um so weniger möglich wird, dass Charaktere sich von dem einen auf das andere übertragen. Wie sollte z. B. ein neuer Charakter des Schmetterlings am Rüssel oder an den Flügeln sich auf die Raupe übertragen können, die diese Körpertheile gar nicht besitzt? Wenn also hier eine Correlation bestände, könnte sie nur darin sich äussern, dass irgend ein andrer Theil der Raupe auf die Abänderung am Schmetterlings-Rüssel oder Flügel mit einer Abänderung antwortete. Das aber grade sollte hier gezeigt werden, dass dies nicht der Fall ist, und es geht, wie mir scheint, mit Sicherheit aus allen den oben gemachten Angaben über das selbstständige Variabelwerden der Haupt-Stadien der Metamorphose hervor.

Es gibt übrigens noch eine unendlich grosse Reihe von Thatsachen, welche die behauptete Selbstständigkeit der einzelnen Entwicklungsstadien darthun, ich meine die mannichfachen Erscheinungen der Metamorphose selbst. Schon allein die Existenz jener Entwicklungsform, welche wir als Metamorphose bezeichnen, beweist unwiderleglich, dass die einzelnen Stadien sich bis zu einem ungemein hohen Grad unabhängig von einander verändern können.

Werfen wir nur die Frage auf: Wie ist die sogenannte »vollkommene« Metamorphose bei den Insekten entstanden, so kann die Antwort darauf nur heissen: durch allmälige Anpassung der verschiednen Entwicklungsstufen an immer weiter voneinander abweichende Lebensbedingungen*).

Wenn aber einzelne Stadien der nachembryonalen Entwicklung durch allmälige Anpassungen an immer weiter auseinanderweichende Lebensbedingungen schliesslich zu einem so gänzlich verschiednen Bau gelangen können wie Raupe und Schmetterling, so beweist dies, dass die Errungenschaften der einzelnen Stadien in den folgenden Generationen immer

*) In demselben Sinne sagt Lubbock: „it is evident, that creatures which, like the majority of insects, live during the successiv periods of their existence in very different circumstances, may undergo considerable changes in their larval organisation, in consequence of forces acting on them while in that condition; not, indeed, without affecting, but certainly without affecting to any corresponding extent, their ultimate form." Origin and metamorphoses of Insects. London 1874, p. 39.

nur auf diese Stadien selbst wieder übertragen werden, dass die andern Stadien aber unbehelligt davon bleiben. Es beruht dies auf der Form der Vererbung, welche Darwin als Vererbung im correspondirenden Lebensalter, Häckel als homochrone Vererbung bezeichnet hat.

II. Fällt die Formverwandtschaft der Raupen zusammen mit der der Falter?

Nachdem so die Unabhängigkeit in der Veränderung der einzelnen Stadien der Metamorphose festgestellt ist, wende ich mich zur Untersuchung der Frage: inwieweit ein Parallelismus in der phyletischen Entwicklung dieser Stadien vorliegt. Findet eine vollständige Congruenz der Formverwandtschaft zwischen Raupen einerseits und Schmetterlingen andrerseits statt, deckt sich das auf die Morphologie der Schmetterlinge gegründete System mit dem auf die Raupen errichtbaren, oder ist dies nicht der Fall?

Wenn wir die Ordnung der Schmetterlinge mit Claus*) in sechs grosse Gruppen von Familien eintheilen, so springt vor Allem in die Augen, dass diese Gruppen, die ursprünglich ausschliesslich auf die Charaktere der Imagines gegründet wurden, sich keineswegs ebenso scharf und bestimmt durch die Raupencharaktere begrenzen lassen.

Bei den Geometrinae würde dies allerdings der Fall sein. Ihre Raupen besitzen nur zehn Füsse und in Folge dessen jenen sonderbaren »Spanner«-Gang, der schon dem Laien auffällt. Diese Familien-Gruppe ist aber auch die einzige, welche auf die Morphologie der Raupen basirt werden könnte und sie ist eine sehr kleine, umfasst nur zwei nahe verwandte Familien, von denen es wohl noch nicht ausgemacht ist, ob sie nicht ebenso gut in eine einzige zusammengezogen würden, (Phytometridae und Dendro-

*) Grundzüge der Zoologie 1875.

metridae), und damit die ganze Gruppe der Spanner den Charakter der Familie erhielte.

Weder die Gruppe der Microlepidoptera, noch die der Noctuina, der Bombycina, Sphingina und Rhopalocera würden auf Grundlage einer Raupen-Systematik zu begründen sein. Mehrere von ihnen sind freilich überhaupt wenig scharf umschrieben und bieten auch in den Schmetterlingen keine gemeinsamen, charakteristischen, die Gruppe scharf umziehenden Merkmale dar.

Wohl aber ist dies der Fall bei der Familiengruppe der Rhopalocera oder Tagfalter. Diese Schmetterlinge besitzen in den grossen, breiten, lebhaft gefärbten, in der Ruhe aufrecht gestellten Flügeln, den keulenförmigen Fühlern Charaktere, welche sich in dieser Combination nirgends sonst wiederfinden und sie deshalb zu einer völlig scharf umschriebenen Gruppe vereinigen. Ganz anders steht es aber mit ihren Raupen. So charakteristisch auch der Bau der Raupen in den einzelnen Familien der Tagfalter ist, so sind doch diese »Raupenfamilien« durch kein gemeinsames Merkmal zu einer höheren Gruppe verbunden, und die Gruppe der »Tagfalter« würde niemals aufgestellt worden sein, wenn man nur die Raupen gekannt hätte. Allerdings besitzen sie alle sechszehn Füsse, tragen nie das Sphingiden-Horn, zeigen selten eine Behaarung, wie sie viele Bombyciden besitzen*), aber diese gemeinsamen negativen Kennzeichen kommen auch in ganz andern Gruppen vor.

Es findet also bei den Tagfaltern eine vollständige Congruenz der Formverwandtschaft nicht statt, insofern die Imagines zu einer höheren Gruppe zusammentreten, der Familiengruppe, während die Raupen nur eine Gliederung in Familien erkennen lassen. Wenn man annehmen darf, dass die gemeinsamen Merkmale der Schmetterlinge auf gemeinsamer Abstammung beruhen, so haben also die Imagines gewisse gemeinsame Merkmale beibehalten, welche sie als zusammengehörig erkennen lassen, während die Raupen aus der Zeit, in welcher sich die Familien trennten, keine gemeinsamen Charaktere beibehalten haben.

Ohne jetzt schon auf die Ursachen dieser Erscheinungen einzugehen, schreite ich zur Feststellung der Thatsachen weiter vor-

*) Die Morphiden-Gattung Discophora zeigt eine Behaarung, welche derjenigen der Spinnergattung Cnethocampa sehr ähnlich ist.

wärts und wende mich zur Untersuchung der beiderseitigen Formverwandtschaften innerhalb der Familien.

Hier kann es nun keinem Zweifel unterliegen, dass in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die phyletische Entwicklung bei beiden Stadien sehr genau parallel gegangen ist, Raupen- und Schmetterlings-Familien decken sich beinahe vollständig.

So stehen innerhalb der Gruppe der Tagfalter eine Reihe von Familien, die sich genau ebenso gut auf den Bau der Raupe als auf den der Imago gründen liessen, bei denen also Raupen und Imagines ebenso stark voneinander abweichen.

So z. B. die Familien der Pieriden, Papilioniden, Danaiden und Lycaeniden.

Allein es finden sich auch Familien, deren Umgrenzung ganz anders ausfallen würde, wollte man die Raupe dem System zu Grunde legen, anstatt wie bisher die des Schmetterlings. Dahin gehört unter den Tagfaltern die Familie der Nymphaliden.

Auch hier herrscht zwar eine sehr charakteristische Raupenform vor, allein sie kommt nicht allen Gattungen zu, sondern wird bei einigen durch eine ganz verschiedene Raupenform ersetzt.

In dem neuesten Katalog der Tagschmetterlinge von Kirby (1871) werden 112 Gattungen dieser Familie zugerechnet. Davon besitzen die meisten Dornen in einer oder mehreren Reihen auf allen, oder doch den meisten Segmenten, ein Merkmal, das in dieser Anordnung bei keiner andern Familie wiederkehrt.

So verhält es sich bei der Gattung 1 bis 90, wenn man von den Gattungen, deren Raupen bekannt sind, auf ihre nächsten Verwandten schliessen darf. Bekannt aber sind mir Raupen der Gattung 2 Agraulis Boisd., 3 Cethosia, 10 Atella, 12 Argynnis, 13 Melitaca, 19 Araschnia, 22 Vanessa, 23 Pyrameis, 24 Junonia, 31 Ergolis, 65 Hypolimnas Hübn. (Diadema Boisd.), 77 Limentis, 81 Neptis, 82 Athyma, endlich die der Gattung 90 Euthalia Hübn., welche nach den Abbildungen Horsfield's nur 2 Reihen von Dornen besitzt, die aber ungemein lang gekrümmt und an beiden Seiten gefiedert sind. Es darf mit Sicherheit angenommen werden, dass auch die dazwischen liegenden Gattungen in diesem wichtigsten Merkmal der Nymphalinen-Raupen, in der Bedornung, übereinstimmen werden.

Allein nach der Gattung 90 folgen noch 22 Gattungen und bei diesen fehlt die Bedornung, so wenigstens bei den beiden Hauptgattungen, der Gattung 93 Apatura und der Gattung 104 Nymphalis. Von den übrigen kenne ich keine Abbildungen noch Beschreibungen. Bei diesen Gattungen besitzen die Raupen nur zwei oder mehr dornartige Fortsätze auf dem Kopf und das letzte Segment endet in zwei nach hinten gerichtete Spitzen, einer Gabel vergleichbar. Sonst ist der Körper glatt und weicht auch in seiner Form von dem der übrigen Nymphaliden ab, er hat seine grösste Dicke in der Mitte und verjüngt sich von da nach vorn, wie nach hinten, ist auch nicht rein walzenförmig, sondern etwas plattgedrückt und ähnelt einer kleinen Nacktschnecke.

Wenn man demnach ein System der Tagfalter auf die Raupen gründen wollte, statt auf die Imagines, so würden diese und die verwandten Gattungen eine besondere Familie bilden, nicht aber mit den 90 andern Gattungen der Nymphaliden vereinigt bleiben können.

Es liegt also hier ein Fall von Incongruenz vor. Die Schmetterlinge der Gattungen 1—90 und 91—112 sind sich näher verwandt, als ihre Raupen.

Aber noch nach einer andern Seite besteht ein gleiches Missverhältniss. Die Raupen nämlich der Gattungen Apatura-Nymphalis stimmen in der Körpergestalt und dem gabligen Hinterleibsende sehr genau mit den Raupen einer andern Tagfalterfamilie, den Satyriden, während ihre Imagines sich von denen der Satyriden vor Allem durch den Mangel blasiger Erweiterungen an bestimmten Rippen der Vorderflügel unterscheiden, eines wesentlichen Charakters dieser Familie.

Diese doppelte Ungleichheit ist auch von den Systematikern, welche Rücksicht auf die Bildung der Raupen nahmen, sehr wohl empfunden worden. So versucht Morris*) die Gattungen Apatura-Nymphalis der Familie der Libytheiden einzuverleiben und stellt diese Familie als Vermittlungsglied zwischen Nymphaliden und Satyriden. Möchten aber selbst die Imagines der Gattungen Apatura-Nymphalis und Libythea näher verwandt sein, als ich glaube, dass sie thatsächlich es sind, die Raupen sind

*) Synopsis of the described Lepidoptera of North-America. Washington 1862.

jedenfalls sehr weit voneinander abstehend, mindestens so weit, als die von Apatura-Nymphalis und den übrigen Nymphaliden.

Nun könnte man allerdings die Gattungen Apatura-Nymphalis zu einer besondern Familie erheben, wie dies in richtiger Würdigung der Verhältnisse von Staudinger*) auch bereits geschehen ist, und zwischen Satyriden und Nymphaliden einschieben, dies würde aber nur auf Grund des Baues der Raupen geschehen, der der Imagines würde dabei unberücksichtigt bleiben, da sich für diese Gattungsgruppe keine andern, gemeinsamen Charaktere aufstellen lassen, als die, welche sie mit den übrigen Nymphaliden-Gattungen gemein haben.

Allerdings erinnern die Schillerfalter (Apatura) durch die Augenflecke ihrer Vorderflügel etwas an die Satyriden, bei denen solche Flecke niemals fehlen, allein dieser Charakter kommt der Gattung Nymphalis nicht zu, und fehlt auch den meisten andern dieser Gruppe. Ausserdem zeigt grade die Gattung Apatura in der Zeichnung ihrer Flügel eine sehr auffallende Aehnlichkeit mit der ächten Nymphalidengattung Limenitis, wird deshalb auch von allen Systematikern, welche sie überhaupt in derselben Familie belassen, in die nächste Nähe dieser Gattung gestellt und diese Aehnlichkeit kann nicht etwa auf Mimicry beruhen, da nicht nur eine oder die andre Art der beiden Gattungen ähnliche Zeichnung besitzen, sondern alle, und da ferner Aehnlichkeit der Zeichnung allein noch keine Nachäffung bedingt, sondern Aehnlichkeit der Färbung hinzu kommen muss. Die Gattung Limenitis enthält wirklich einen Fall von Nachäffung, aber nach einer ganz andern Richtung, wovon später gehandelt werden soll.

So ist es denn wohl nicht zu läugnen, dass in diesem Falle die Raupen andre Verwandtschafts-Beziehungen aufweisen, als die Imagines.

Wenn dem »natürlichen« System die Aufgabe zufällt, dem genetischen Zusammenhang der Lebeformen Ausdruck zu leihen, so fragt es sich in diesem und ähnlichen Fällen, wem man mehr glauben soll, den Raupen oder den Imagines, oder wissenschaft-

*) Catalog der Lepidopteren des Europäischen Faunengebietes. Dresden 1871.

licher ausgedrückt, wer von beiden die ererbten Charaktere deutlicher und vollständiger bewahrt hat, wer also durch seine Formverwandtschaft die Blutsverwandtschaft deutlicher erkennen lässt, oder umgekehrt, wer am stärksten von der Stammform abgewichen ist. Die Entscheidung kann im einzelnen Fall schwierig, ja augenblicklich unmöglich sein, doch müsste sie in den meisten Fällen gelingen. sobald man die Ontogenese der Raupe genau kennen lernte und mit ihr zugleich einen Theil der Phylogenese dieses Stadiums.

Wie in der Gruppe der Tagfalter die meisten Familien eine vollständige Congruenz der Formverwandtschaft von Raupen und Faltern aufweisen, so findet eine solche auch bei den meisten Familien anderer Gruppen statt. So würde man in der Gruppe der Sphingina beide sie zusammensetzenden Familien auch sehr wohl durch ihre Raupen charakterisiren können*); die Familie der Sphingidae sowohl als die der Sesiadae besitzt eine durchaus charakteristische Raupenform.

In der Gruppe der Bombycina (Spinner) zeigt die Familie der Saturnidae dicke, walzige Raupen, deren Segmente mit einer bestimmten Anzahl knopfförmiger Warzen besetzt ist. Allerdings stehen in dieser Familie zwei Gattungen (Endromis und Aglia), welche dieser charakteristischen Knopfwarzen entbehren, allein bei diesen zeigt auch der Schmetterling durchgreifende und gemeinsame Verschiedenheiten von den übrigen Gattungen und man hat in der That bereits besondere Familien auf diese Gattungen gegründet (Endromidae Boisd.). Die Congruenz wird also dadurch nicht gestört.

Auch die Familien der Liparidae, Euprepiadae und Lithosidae zeigen sich in beiden Gestalten scharf begrenzt und auch unter den Noctuinen gibt es derartige Familien, obgleich hier die Aufstellung von Familien wegen der nahen Verwandtschaft der Gattungen grosse Schwierigkeit hat und immer einigermassen willkürlich sein wird. Wichtig aber ist es, dass grade die Ueber-

---

*) Die Familiengruppe der Schwärmer wird von den Systematikern in sehr verschiedenem Umfange angenommen; wenn ich hier nur die eigentlichen Sphingiden und die Sesien dazu rechne, so verkenne ich doch keineswegs die Gründe, welche eine grössere Ausdehnung dieser Gruppe befürworten; sie ist eben nicht scharf umschrieben.

gangs-Familien sowohl in der Falter- als in der Raupenform Uebergänge darstellen.

Ein solches Beispiel bietet die den Noctuinen zugerechnete Familie der Acronyctidae. Hier zeigen die Falter in gewissen Punkten eine Annäherung an die Gruppe der Spinner und ebenso besitzen ihre Raupen in der starken Behaarung ein charakteristisches Merkmal vieler Bombycinen-Raupen.

Ein zweites Beispiel stellt die Familie der Ordensbänder (Ophiusidae) dar, welche zwar von allen Systematikern noch der Gruppe der Noctuinen zugezählt, ihrer Hinneigung zu den Geometrinen halber aber an das Ende dieser Gruppe gestellt wird. Die breiten Flügel, der schlanke Körper der Falter erinnern in der That schon sehr an den Habitus der Spanner und wie die Imagines, so zeigen auch die Raupen durch das Fehlen der vordern Bauchfüsse eine auffallende Aehnlichkeit mit den Spannerraupen. Schon Hübner hat sie deshalb in seinem Raupenwerk als »Semi-Geometrae« bezeichnet.

Zeigen alle diese Fälle eine vollständige Congruenz der beiderlei Formverwandtschaften, so fehlt es doch auch hier nicht an Ausnahmen.

So würde die Familie der Bombycidae gewiss niemals aufgestellt worden sein, wenn man nur die Bildung der Raupe berücksichtigt hätte, denn während die Gattungen Gastropacha, Clisiocampa, Lasiocampa, Odonestis und Verwandte von einem dichten Filz kurzer, weicher Haare in sehr charakteristischer Weise bedeckt sind, sind die Raupen der Gattung Bombyx, wozu der Seidenspinner B. mori gehört, ganz nackt, manchen Sphingiden-Raupen ähnlich (Chaerocampa). Die Schmetterlinge der zu dieser Familie vereinigten Gattungen sind sich morphologisch jedenfalls ungleich näher verwandt, als ihre Raupen! Ob man Recht thut, sie in eine Familie zu vereinigen, ist eine Frage, die nicht hierher gehört; worauf es hier ankommt ist nur die Thatsache, dass die beiderlei Stadien in sehr verschiednem Grade formverwandt sind.

Ein besonders anffallendes Beispiel von Incongruenz bietet die Familie der Notodontidae, zu welcher Boisduval, nur auf die Charaktere der Imagines sich stützend, Gattungen vereinigt, deren Raupen überaus stark voneinander abweichen. In dem Rau-

penbuch von O. Wilde ist deshalb ganz richtig diese Familie folgendermassen charakterisirt: »Raupen von verschiedner Gestalt, nackt oder dünn behaart, 16 füssig oder 14 füssig.« In der That könnten in der ganzen Ordnung der Schmetterlinge kaum verschiedenartigere Raupen zusammengesucht werden, als sie hier in einer Imago-Familie beisammen stehen, auf der einen Seite die kurzen, walzigen mit feinen, brüchigen, widerhakigen Haaren besetzten Raupen der Gattung Cnethocampa Stph. (Ch. processionea, pithyocampa u. s. w.), den Raupen der Gastropacha-Arten sehr ähnlich, zu denen sie auch früher gezählt wurde, auf der andern Seite die nackten, buckligen und flachköpfigen Raupen der Gattung Harpyia O mit ihren zwei langen Gabelfortsätzen an Stelle des letzten Afterfusspaars und die ganz bizarr gestalteten Raupen der Gattung Stauropus Germ., Hybocampa L und Notodonta O.

Am schärfsten spricht sich die morphologische Congruenz zwischen Raupen und Schmetterlingen bei den Gattungen aus, sie bildet hier die fast ausnahmslose Regel und zwar so sehr, dass man sicher sein kann für jede nach richtigen Principien rein nur auf die Imagines gegründete Gattung oder Untergattung auch einen durchgreifenden Unterschied in den Raupen zu finden. Hätte man die Raupen zuerst gekannt, man würde zur Aufstellung derselben Gattungen gekommen sein, welche jetzt auf den Bau der Imagines errichtet sind, und dieselben würden zu einander ungefähr in demselben Grade morphologischer Verwandtschaft gestanden haben, wie die auf die Imagines gegründeten Gattungen. Die Congruenz ist also in doppeltem Sinne vorhanden, einmal ist der Abstand zwischen den Raupen und den Imagines zweier Gattungen gleich gröss und dann bilden sie durch gemeinsame Merkmale verbunden genau dieselben, gleich scharf umschriebenen Gruppen; die Gattungen decken sich vollständig.

So würde man unter den Tagfaltern die Familie der Nymphaliden ganz wohl nach dem Bau der Raupen in Gattungen theilen können und diese würden — soweit ich urtheilen kann — mit den auf die Imagines gegründeten Gattungen zusammenfallen.

Die Gattung Melitaea z. B. würde sich durch den Besitz von je 7—9 fleischigen, mit Haaren besetzten sog. Scheindornen charakterisiren lassen, die Gattung Argynnis durch je sechs be-

haarte, aber unverästelte Dornen auf jedem Segment, die Gattung Cethosia durch je zwei ähnliche Dornen auf jedem Segment. Die Gattung Vanessa zeigt dann bis zu sieben ästige Dornen, die Gattung Limenitis nur je zwei ästige stumpfe Dornen (Zapfen) auf jedem Segment u. s. w. Gehen wir mehr ins Einzelne, so zeigt sich, dass die nächstverwandten Imagines, wie ja zu erwarten war, auch die formlich nächstverwandten Raupen besitzen, dass aber auch bei sehr kleinen Unterschieden zwischen den Imagines sich meistens entsprechende Unterschiede bei den Raupen finden. So ist z. B. die von Fabricius aufgestellte Gattung Vanessa von neueren Autoren in mehrere Gattungen zerlegt worden. Von diesen Untergattungen zeichnet sich Grapta Doubl. (wohin z. B. die europäische Art C album sowie die amerikanischen Fabricii, Interrogationis, Faunus, Comma etc. gehören) dadurch aus, dass bei ihr nicht nur auf allen Segmenten des Rumpfes mit einziger Ausnahme des Prothorax ästige Dornen stehen, sondern auch auf dem Kopf; bei der Gattung Vanessa (sensu strictiori) Doubl. fehlen die Dornen auf Kopf und Prothorax (z. B. Van. Urticae); bei der tropischen Gattung Junonia Hübn. welche früher (Godart 1819*) auch zu Vanessa gezogen wurde, tragen die Raupen auf allen Segmenten ästige Dornen auch auf Kopf und Prothorax.

Man könnte noch weiter gehen und zwei Arten als zwei neue Gattungen von Vanessa abtrennen, die auch von den spaltungssüchtigsten Systematikern bisher vor diesem Schicksal bewahrt geblieben sind. Allerdings wohl blos deshalb, weil diese Arten heute ganz allein stehen und das praktische Bedürfniss, eine besondere Gattung zu bilden, nicht so empfinden lassen, wie denn überhaupt dieses mit den wissenschaftlichen Forderungen häufig in Conflict geräth; die Wissenschaft bildet eine neue Gattung gestützt auf die Grösse der morphologischen Abstände, einerlei, ob eine einzige oder ob viele Arten diese Gattung ausmachen, für das praktische Bedürfniss der Uebersichtlichkeit aber sind solche Spaltungen ein Hinderniss, der mitzuschleppende Ballast an Namen wird dadurch noch mehr vergrössert.

*) Encyclop. Méth. IX. p. 310.

Die beiden Arten, welche ich auf Grund grösseren Form-Abstandes von Vanessa trennen möchte, sind die sehr gemeinen und weit verbreiteten Arten, Vanessa Io und Antiopa, das Tagpfauenauge und der Trauermantel. Beide besitzen in der sehr eigenthümlichen Zeichnung der Flügel charakteristische Merkmale, Io zeigt auf jedem Flügel einen grossen Augenfleck und Antiopa einen breiten, hellgelben Saum, wie er sonst bei keiner Vanessa mehr vorkommt. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass man längst eine jede von ihnen zur Gattung erhoben hätte, kämen in irgend einem Theile der Erde ähnlich gezeichnete Vanessa-Arten vor, wie dies bei andern Vanessa-Arten der Fall ist. So gibt es bekanntlich eine ganze Reihe von Arten, die unserer Van. Cardui, eine andere Reihe von Arten, die unserer Van. C album gleichen und denselben Zeichnungstypus besitzen, und man hat in der That auf Grund desselben die Untergattungen Pyrameis und Grapta errichtet.

Ich würde es nicht der Mühe werth halten, darauf aufmerksam zu machen, wenn nicht die Raupen von Vanessa Io und Vanessa Antiopa sich ebenfalls in kleinen Merkmalen sowohl untereinander, als von den übrigen Vanessa-Arten unterschieden. Die Unterschiede betreffen die Anzahl und Stellung der Dornen, wie man aus der folgenden kleinen Tabelle sehen kann:

Arten der Gattung Vanessa Fabr.

	Anzahl der Dornen auf Kopf und Leibesringen der Raupe							
	Kopf.	Segm. I.	Segm. II.	Segm. III.	Segm. IV.	Segm. V.	Segm. VI-XI	Segm. XII.
Van. Io	0	0	2	2	4	6	6	4
„ Antiopa . .	0	0	4	4	6	6	7	4
„ Urticae . .	0	0	4	4	7	7	7	4
„ Polychloros .	0	0	4	4	7	7	7	4
„ Ichnusa . .	0	0	4	4	7	7	7	4
„ Atalanta . .	0	0	4	4	7	7	7	4
„ Calbum . .	2	0	4	4	7	7	7	4
„ Interrogationis	2	0	4	4	7	7	7	4
„ Levana . .	2	0	4	4	7	7	7	4

Man wird dieses Merkmal der Dornenzahl nicht für allzu unbedeutend halten, wenn man beachtet, wie vollkommen genau dasselbe bei den nahe verwandten Arten sich gleich bleibt. So bei den drei nächstverwandten Arten Van. Urticae, Ichnusa und Polychloros. Wenn wir nun sehen, dass zwei in den Schmetterlings-Charakteren abweichende Arten entsprechende kleine Aenderungen bei den Raupen aufweisen, so deutet diese exakte systematische Congruenz auf eine vollkommen parallele phyletische Entwicklung hin.

Ausnahmen davon finden sich aber auch hier. So hat Hübner eine Gruppe von Vanessa-Arten auf Grund einiger charakteristischer Merkmale der Schmetterlinge zu der oben schon erwähnten Unter-Gattung Pyrameis vereinigt. Ich wüsste aber nicht, auf welche Weise sich diese Gattung auf den Bau der Raupen gründen liesse, diese stimmen vielmehr, wie aus vorstehender Tabelle hervorgeht, ganz genau in Anzahl und Stellung der Dornen mit den Raupen von Vanessa (sensu strictiori) überein und lassen auch in ihrer Zeichnung keine gemeinsamen Merkmale erkennen, die sie gegen Vanessa hin abgrenzen würden.

Noch auffälliger ist die Incongruenz bei der Gattung Araschnia Hübner (A. Prorsa-Levana), welche, wie die Gattung Pyrameis ausschliesslich auf den Bau des Falters gegründet ist. Dieser unterscheidet sich von allen andern Untergattungen der alten Gattung Vanessa durch eine kleine Verschiedenheit im Aderverlauf der Flügel (die Mittelzelle der Hinterflügel ist offen anstatt geschlossen). Bekanntlich gilt nun das Flügelgeäder bei den Schmetterlingen seit Herrich-Schäffer als das sicherste Criterium der »Verwandtschaft« und im Ganzen gewiss mit Recht. So kommt es, dass diese auf das gemeine »Landkärtchen« Vanessa Levana gegründete Gattung in dem Verzeichniss von Kirby durch zwei Gattungen von Vanessa getrennt wird, bei Herrich-Schäffer*) sogar durch vierzig Gattungen!

Nichtsdestoweniger stimmen die Raupen in ihrer Dornenformel ganz genau mit der Untergattung Grapta, so dass man kein Bedenken tragen würde, sie als einer Grapta-Art angehörig zu betrachten. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass in diesem Falle die

*) Prodromus Systematis Lepidopterorum. Regensburg 1864.

Formverwandtschaft der Raupe richtigere Auskunft über die Blutsverwandtschaft der Art gibt, als der Falter, jedenfalls aber zeigen die Raupen andere Formverwandtschaft als die Falter.

Ebensogut als bei Tagfaltern lassen sich auch in der Gruppe der Sphingiden viele Gattungen auf den Bau der Raupen gründen, welche mit den auf die Imagines basirten zusammenfallen.

So charakterisirt sich die Gattung Macroglossa durch ein grosses, grades Schwanzhorn, kugligen Kopf und durch eine aus Längsstreifen zusammengesetzte Zeichnung, Charaktere, die in dieser Combination sonst nicht wieder vorkommen.

Die nahe verwandte Gattung Pterogon würde dagegen nach den Raupen allein nicht begründet werden können, da nicht nur die Zeichnung der erwachsenen Raupe bei den verschiednen Arten sehr verschieden ist, sondern auch das Schwanzhorn bei zwei Arten vorhanden, bei der dritten (Pt. Oenotherae) aber durch einen knopfförmigen Augenfleck ersetzt ist.

Die Gattung Sphinx (sensu strictiori) wäre durch das einfach gekrümmte Schwanzhorn, den glatten, eirunden Kopf, die glatte Haut und durch die hauptsächlich aus sieben Schrägstreifen bestehende Zeichnung charakterisirt.

Die Gattung Deilephila würde sich von der vorigen durch den Besitz eines die Zeichnung unterbrechenden Rückenschilds auf dem Prothorax auszeichnen, sowie durch die Zeichnung, welche hier aus einem Subdorsalstreifen mit mehr oder minder zahlreichen und entwickelten Ringflecken besteht; auch ist die Haut rauh, »chagrinirt« — freilich auch nicht ohne jede Ausnahme (Vespertilio).

Auch die Gattung Chaerocampa Dup. würde sich auf die Formverwandtschaft ihrer Raupen gründen lassen, allerdings aber nur dann, wenn man von der Zeichnung absieht und sich nur auf die eigenthümliche Gestalt der Raupen die sog. »Schweinchenform« bezieht.

Die der Gattung Sphinx so nahe verwandte Gattung Acherontia besitzt in dem doppelt gekrümmten Schwanzhorn ein die Gattung zusammenfassendes Merkmal (drei Arten bekannt).

Endlich erwähne ich noch die Gattung Smerinthus, deren Raupen durch die nach vorn sich stark verjüngende Gestalt, die

chagrinirte Haut, den beinahe dreieckigen nach oben spitzen Kopf, das einfach gekrümmte Schwanzhorn und die sieben Schrägstreifen auf jeder Seite, eine ebenso scharf umschriebene Gattung darstellen, als die Schmetterlinge.

Wenn nun auch in allen bisher gemusterten Abtheilungen des Systems Fälle vorkommen, bei welchen die Formverwandtschaft der Raupen nicht vollständig zusammenfiel mit der der Schmetterlinge, so finden sich doch derartige Incongruenzen bei Weitem am häufigsten bei der kleinsten systematischen Gruppe: der Art.

Durchaus nicht selten sind die Raupen zweier Arten weit näher formverwandt, als ihre Schmetterlinge. So stehen sich die Raupen von Smerinthus Ocellata und Sm. Populi sowohl im Bau, wie in Zeichnung und Färbung ungemein nahe, während ihre Schmetterlinge in den letzten beiden Eigenschaften sowohl, als auch im Flügelschnitt weit auseinandergehen. Den Raupen nach sollte man erwarten, zwei ganz ähnliche Schmetterlinge aus ihnen zu erhalten, in Wahrheit aber hat sowohl Populi als Ocellata mehrere viel nähere Verwandte und diese nächstverwandten Schmetterlinge besitzen zum Theil stärker abweichende Raupen, als die ferner verwandte Schmetterlingsart.

So kommen im Amurlande und in Nord-Amerika Smerinthus-Arten vor, welche unserer Ocellata in Färbung, Zeichnung und Flügelschnitt sehr genau gleichen, welche vor Allem das charakteristische grosse blaue Auge auf den Hinterflügeln besitzen; Sm. excaecata wird mit Recht gradezu als vicariirende amerikanische Form unserer Ocellata betrachtet, ihre Raupe aber ist chromgelb gefärbt, statt blattgrün, besitzt dunkelgrüne Schrägstreifen, anstatt weisse und trägt eine Menge rother Flecke sowie ein rosarothes Band auf dem Kopfe, kurz ist in denselben Charakteren (Färbung und theilweise Zeichnung) weit verschieden von Ocellata, in welchen grade die Falter vollständig übereinstimmen! Sie scheint ausserdem noch mit kurzen Borsten bekleidet zu sein, nach der mir vorliegenden Abbildung von Abbot und Smith*) zu urtheilen.

Wie nun aber der denkbar nächste Formverwandte des Schmetterlings Ocellata eine relativ stark abweichende Raupe besitzt,

*) A. a. O. Tab. XXV.

ganz so verhält es sich mit dem nächsten Formverwandten des Schmetterlings Populi. Auch diese Art lebt in Nordamerika und zwar an Juglans alba. Der Schmetterling dieses Smerinthus Juglandis weicht in dem Flügelschnitt sehr von Populi ab, erinnert aber in Zeichnung und Färbung so sehr an die europäische Art, dass ein Zweifel über die nahe Verwandtschaft der Formen nicht gerechtfertigt wäre.

Die Raupe von Sm. Juglandis*) weicht nun ebenfalls in der Färbung sehr bedeutend von Populi ab, eine Verwechslung der beiden Raupen wäre nicht möglich, während die Raupen von Populi und Ocellata nicht nur leicht zu verwechseln, sondern sogar für Kenner schwer zu unterscheiden sind.

In derselben Gruppe der Sphingiden fehlt es aber auch nicht an Fällen, bei welchen umgekehrt die Schmetterlinge sich bei weitem näher stehen, als die Raupen.

Besonders auffallend ist dies in der Gattung Deilephila, von welcher acht Arten sich in den Schmetterlingen äusserst nahe verwandt sind, während die Raupen nicht nur in der Färbung, sondern ebenso stark auch in der Zeichnung von einander abweichen. Diese 8 Arten sind Deilephila Nicaea, Euphorbiae, Dahlii, Galii, Livornica, Lineata, Zygophylli und Hippophaes. Darunter sind Nicaea, Euphorbiae, Dahlii, Zygophylli und Hippophaes im ganzen Bau, im Flügelschnitt, sowie in der Zeichnung und auch der Färbung so ähnlich, dass sich wohl wenige Lepidopterologen finden liessen, die sie ohne Vergleichung sofort richtig erkennen würden. Die Raupen aber grade dieser vier Arten sind von ganz verschiedenem Aussehen. Am meisten ähneln sich noch Euphorbiae und Dahlii, welche beide durch eine doppelte Reihe grosser Ringflecke ausgezeichnet sind. Zygophylli (vergl. Fig. 50) besitzt nur schwache Andeutungen von Ringflecken auf einer weissen Subdorsallinie und bei Hippophaes steht nur auf Segment 11 ein orangerother Fleck und die ganze Zeichnung besteht aus einer Subdorsale, auf welcher bei einem Theil der Individuen mehr oder weniger entwickelte kleine Ringflecke stehen (vergl. Fig. 59 und 60). Man halte nur Raupen und Schmetterlinge von D. Euphorbiae und Hippo-

*) Abbot & Smith Tab. XXIX.

phaes nebeneinander, und man wird nicht umhin können, über die grosse Differenz in der Formverwandtschaft beider Entwicklungs-Stadien in Erstaunen zu gerathen.

Beinah noch grösser ist aber diese Differenz zwischen Deil. Euphorbiae und Nicaea. Während die Raupen hier grelle Unterschiede in Färbung, Zeichnung und der körnigen oder glatten Beschaffenheit der Haut aufweisen, (vergl. Fig. 51 mit Fig. 43, 44) sind die Schmetterlinge überhaupt nicht mit Sicherheit zu unterscheiden. Wie oben schon ausgesprochen wurde, fehlt deshalb auch der Schmetterling der seltenen D. Nicaea in den meisten Sammlungen; man kann ihm eben doch nicht ansehen, ob er »ächt« ist, d. h. ob er nicht etwa blos ein etwas grosses Exemplar von D. Euphorbiae ist!

Ein besonders auffallendes Beispiel von Incongruenz bieten die beiden bei uns häufigsten Chaerocampa-Arten: Elpenor und Porcellus, der sogenannte mittlere und kleine Weinschwärmer. Die Raupen sind sich bis in die kleinsten Details der Zeichnung hinein so ähnlich, dass man sie kaum mit Sicherheit unterscheiden könnte, wäre nicht die eine Art bedeutend grösser (Elpenor) und besässe sie nicht zugleich ein minder verkümmertes Schwanzhorn, als die andere (Porcellus). Die Schmetterlinge dieser beiden Arten nun ähneln sich zwar in der aus hellgrün und Weinroth zusammengesetzten Färbung ebenfalls sehr, unterscheiden sich aber in der Vertheilung dieser Farben, d. h. also in der Zeichnung und zugleich im Flügelschnitt so bedeutend, dass man sie darauf hin in eine ganz andere Gattung brachte, die Walker'sche Gattung Pergesa*).

Sollte das System wirklich, wie von manchen Seiten angenommen wird, nur die morphologische Verwandtschaft andeuten, so wäre dies Verfahren nicht zu tadeln — nur müsste man dann ein besonderes System für Raupen noch nebenher laufen lassen — etwa so, wie es heute noch in den Lehrbüchern der Zoologie bei den Hydroidpolypen und niedern Medusen als Provisorium geschieht. Grade aber dieses Beispiel von Porcellus zeigt recht deutlich, dass Diejenigen im Rechte sind, welche das System für einen, wenn auch unvollkommnen Ausdruck der Blutsverwandt-

*) Catalogue Brit. Mus.

schaft in Anspruch nehmen und behaupten, dass die Systematik auch von jeher unbewusst ihre Gruppen so gebildet habe, als ob sie dem genetischen Zusammenhang der Formen damit Ausdruck geben wolle. Nur unter dieser Voraussetzung erscheint uns eine solche Trennung zweier in ihren Raupen so völlig übereinstimmender Arten ungerechtfertigt.

Ich kann diese Musterung der verschiedenen Gruppen des Systems nicht schliessen, ohne auch noch einen Blick auf die innerhalb der Grenzen der Art vorkommenden Gruppenbildungen zu werfen, auf die Varietäten. War schon bei den Arten die Incongruenz sehr häufig, so wird sie bei den Varietäten gradezu zur Regel und grade hier lässt sie sich deshalb schärfer noch controlliren, weil es sich hier nicht um Abschätzung einer doppelten Differenz handelt, sondern nur um die Frage, ob in dem einen Stadium überhaupt eine Differenz oder aber absolute Gleichheit vorhanden ist.

Bei Weitem die meisten Varietäten sind nun entweder blos Schmetterlingsvarietäten, oder blos Raupenvarietäten, nur das eine Stadium weicht ab, das andere ist vollkommen gleich.

So sind bei allen mir bekannten saison-dimorphen Schmetterlingen, wie bereits angeführt wurde, die Raupen der beiden, oft so stark verschiednen Schmetterlingsgenerationen völlig gleich und ganz ebenso wird es sich bei den meisten ächten klimatischen Schmetterlingsvarietäten verhalten. Leider liegen nur darüber bis jetzt keine zusammenhängenden und planmässigen Beobachtungen vor. Der einzige ganz sichere Fall, den ich hierfür anzuführen wüsste, betrifft die alpine und polare Form des kleinen Weisslings Pieris Napi. Diese in Zeichnung und Färbung des weiblichen Schmetterlings sehr stark abweichende Varietät Bryoniae besitzt Raupen, welche sich durchaus nicht von denen der gewöhnlichen Form von Napi unterscheiden lassen (vergl. die Angaben darüber in Heft 1 dieser »Studien«).

Dass aber auch die Raupen lokal variiren können, ohne dass die Schmetterlinge ebenfalls in Variationen auseinander gehen, beweisen schon die mehrfach besprochenen und genau dargelegten Fälle von Di- und Polymorphismus der Raupen bei einer Anzahl von Sphingiden (Macroglossa Stellatarum, Ach.

Atropos, Sphinx Convolvuli, Chaer. Elpenor, Porcellus etc.). Noch schärfer beweisen es solche Fälle, bei welchen nicht mehrere, sondern nur je eine aber verschiedne Raupenform auf zwei verschiednen Wohngebieten vorkommt.

Dahin wäre der oben erwähnte Fall von Chaerocampa Celerio zu rechnen, falls er sich als richtig herausstellt, dahin der oben mitgetheilte Fall der ligurischen Varietät der Raupe von Saturnia Carpini, dahin endlich ein den Lepidopterologen wohlbekannter Fall, der von Gastropacha Lanestris, einem Spinner, der in Deutschland die Ebne bewohnt, in den Alpen bis zu 7000′ hinaufsteigt, dort aber anders gefärbte und gezeichnete Raupen besitzt (Gastrop. Arbusculae), als in der Ebne, während der Schmetterling zwar kleiner wird, sonst aber sich in Nichts von den Exemplaren der Ebne unterscheidet.

Grade unter den alpinen Faltern mögen noch viele solche Fälle vorkommen, die aber nur durch absichtlich auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen zu entdecken sein werden, da von den alpinen Tagfaltern z. B. nicht ein einziger aus der Raupe gezogen werden kann und die alpinen Raupen deshalb bei den Entomologen im Ganzen wenig Beachtung finden und durchaus nicht so genau gekannt sind, als es zur Entscheidung solcher Fragen nothwendig wäre.

Die Untersuchung der Formverwandtschaften zwischen Raupen einerseits und Schmetterlingen andrerseits hat demnach folgengendes Ergebniss geliefert:

Im Grossen und Ganzen besteht ein hoher Grad von Gleichmässigkeit, wie auch von vornherein zu erwarten war, da ja Raupe und Schmetterling ein und dasselbe Individuum ist, da somit verwandte Arten thatsächlich in beiden Stadien gleich nahe verwandt (d. h. blutsverwandt) sein müssen. Um so auffallender ist es, dass derselbe Grad von Blutsverwandtschaft keineswegs immer denselben Grad von Formverwandtschaft mit sich führt.

Die Vergleichung lehrt, dass solche Incongruenzen oder Ungleichheiten der Formverwandtschaft in allen Gruppen des Systems vorkommen von der Varietät an bis zu den Familiengruppen hinauf. Sie sind doppelter Natur, zum Theil äussert sich die Incongruenz nur darin, dass

die Raupen zweier systematischer Gruppen z. B. zweier Arten näher formverwandt sind, als ihre Schmetterlinge (oder umgekehrt!), zum Theil aber darin, dass die Raupen andere systematische Gruppen bilden, als die Schmetterlinge.

Die Resultate der Untersuchung in Bezug auf das Vorkommen von Incongruenzen bei den verschiednen systematischen Gruppen sind nun kurz zusammengefasst folgende:

Am häufigsten scheinen Incongruenzen bei den Varietäten vorzukommen, indem sehr oft nur die Raupen oder nur die Schmetterlinge sich in Varietäten gespalten haben, während das andere Stadium monomorph geblieben ist. Die systematische Gliederung der Spaltung in Varietäten findet also sehr häufig einseitig statt.

Auch im Formenkreis der Art finden sich Incongruenzen ungemein häufig. Bald sind die Imagines bei weitem näher formverwandt, als die Raupen, bald verhält es sich umgekehrt und auch der Fall scheint vorzukommen, dass allein das eine Stadium (die Raupe) sich im Betrage von Artdifferenzen spaltet, während das andere monomorph bleibt (Deil. Euphorbiae und Nicaea.)

Am vollständigsten ist die Uebereinstimmung der Formverwandtschaft im Bereich der Gattung. In der grossen Mehrzahl der Fälle entsprechen sich die Raupen- und Imagines-Gattungen und zwar nicht nur in der Schärfe der Abgrenzung, sondern auch — soweit man urtheilen kann — im Gewicht der unterscheidenden Merkmale, also in der Weite des Abstandes. Von allen systematischen Gruppen zeigt die Gattung die grösste Congruenz.

Schon bei der Familie nehmen die Unregelmässigkeiten wieder zu. Wenn auch gewöhnlich die Raupen- und Schmetterlingsfamilien sich decken, so finden sich doch manche Ausnahmen davon, so zwar, dass die Gruppe kleiner ausfallen würde, wollte man sie ausschliesslich auf den Bau der Raupe gründen, grösser, wenn ausschliesslich auf den des Falters (Nymphalidae, Bombycidae).

Wenden wir uns zu den Familien-Gruppen, so zeigt sich eine bedeutend gesteigerte Incongruenz; vollständige Uebereinstimmung ist hier eher wieder zur Ausnahme geworden

und zwar fällt es hier besonders auf, dass stets die Raupen es sind, welche auf einer niederen Stufe gewissermassen zurückbleiben, zwar wohl scharf umschriebene Familien bilden, nur selten aber durch gemeinsame, durchgehende Charaktere zu einer Gruppe höherer Ordnung zusammentreten, wie es bei den Faltern doch mehrfach geschieht (Tagschmetterlinge).

Nachdem so das Thatsächliche — soweit es mir möglich war — zusammengetragen ist, handelt es sich darum, den Versuch zu machen, dasselbe zu verstehen, aus der beobachteten Congruenz und Incongruenz der Formverwandtschaft beider Stadien auf die zu Grunde liegenden Ursachen der Transmutationen zurück zu schliessen.

Soviel ist von vornherein klar, dass alle Fälle von Incongruenz nur der Ausdruck oder die Folge einer nicht genau parallel laufenden phyletischen Entwicklung der beiden Stadien, Raupe und Falter, sein können. Das eine Stadium muss sich rascher oder stärker verändert (umgewandelt) haben, als das andre. Eine »ungleiche phyletische Entwicklung« wäre somit die nächste Ursache der Incongruenz.

So würde das Vorkommen von Raupen-Varietäten bei gleichbleibenden Faltern einfach so aufzufassen sein, dass hier nur die Falter eine Umwandlung erlitten, einen Schritt in der phyletischen Entwicklung vorwärts gethan haben, während die Raupen stehen geblieben sind. Denkt man sich diese einseitige Entwicklung mehrmals wiederholt, so würden zwei so stark verschiedene Raupenformen entstehen können, wie Deilephila Nicaea und Euphorbiae, während die Falter, wie bei diesen Arten thatsächlich der Fall ist, dieselben bleiben würden.

Der häufiger vorkommende Fall von weiterem Form-Abstand des einen, als des andern Stadiums würde davon abzuleiten sein, dass das eine Stadium öfter oder stärker abgeändert hätte, als das andere.

Soweit liegt die Erklärung der Erscheinungen auf flacher Hand und es kann kaum eine andere aufgestellt werden, worin aber liegt die Ursache, dass der eine Theil häufiger oder stärker abändern musste, dass er gewissermassen häufiger oder stärker von Abänderungs-Anstössen getroffen wurde? woher kommen diese Abänderungs-Anstösse? Damit

sind wir auf den Kernpunkt dieser ganzen Untersuchung gekommen: sind es innere, oder äussere Ursachen, welche die Abänderungen hervorrufen, ist es eine phyletische Lebenskraft oder sind es nur die äussern Lebensbedingungen?

Obgleich schon im vorigen Abschnitt eine Beantwortung dieser Frage gefunden wurde, so will ich mich doch auf das dort erhaltene Resultat nicht stützen, sondern die Frage von Neuem und auf andrer Grundlage zu beantworten suchen. Die Antwort wird freilich dieselbe sein, wie dort: eine phyletische Kraft muss zurückgewiesen werden, denn sie erklärt erstens die Erscheinungen nicht, und wir können zweitens die Erscheinungen ausreichend ohne ihre Annahme erklären.

Die Annahme einer phyletischen Lebenskraft erklärt die Erscheinungen nicht.

Die Annahme einer in den Organismen gelegenen, treibenden Umwandlungskraft würde zwar mit den Erscheinungen der Congruenz ganz gut stimmen, nicht aber mit denen der Incongruenz. Wenn ein grosser Theil dieser Letzteren darauf beruht, dass die Raupen öfter von Abänderungsstössen beeinflusst wurden, als ihre Falter, oder umgekehrt, wie soll man das mit einer solchen innern Kraft zusammenreimen? Müsste nicht dann ein jedes Stadium einer Art, wenn nicht gleichzeitig, so doch successive, aber jedenfalls gleich oft und gleich stark von der in ihr selbst residirenden Kraft zum Abändern veranlasst werden und wie sollte auf solche Weise jemals eine stärkere Abweichung der Form bei den Larven, als bei den Imagines zu Stande kommen?

Es ist Täuschung, wenn man glaubt, durch die Annahme periodischer Eingriffe der phyletischen Kraft solche ungleiche Abstände erklären zu können! Gesetzt es verhalte sich so, die innere Kraft zwinge successiv zuerst den Schmetterling, dann die Puppe und zuletzt die Raupe zum Abändern, so würde also — wie dies als thatsächlich bestehend für die einzelnen Raupenstadien oben nachgewiesen wurde — gewissermassen eine Abänderungswelle über die verschiednen Stadien der Art hingleiten. Die einzige Möglichkeit, ungleiche Abstände zwischen Larven und Imagines zu erklären, würde also die Annahme bieten, dass

zwei verwandte Gruppen, z. B. Arten, ungleichzeitig von der Welle getroffen würden, so zwar, dass in einem gewissen Zeitpunkt bei der einen Art der Schmetterling allein erst abgeändert hat, bei der andern aber die Abänderungswelle auch die Raupe schon erreicht hat. In diesem Fall würden dann die Schmetterlinge beider Arten näher verwandt scheinen, als die Raupen.

Nun ist aber diese zugespitzte Erklärungsweise höchstens auf Varietäten anwendbar, schon nicht mehr auf Arten und noch weniger auf höhere systematische Gruppen und zwar aus dem einfachen Grunde, weil man jede Abänderungs-Welle höchstens so stark annehmen darf, dass sie zur Erzeugung des Form-Abstandes einer Varietät ausreicht. Wäre die Abänderung, welche auf einen einzigen Anstoss hin erfolgt, grösser, so würden wir nicht blos einseitige d. h. nur dem einen Stadium angehörige Varietäten, sondern wir müssten ebenso häufig auch einseitige Arten antreffen. Wenn aber durch eine Abänderungs-Welle stets nur im höchsten Falle der Form-Abstand einer Varietät hervorgerufen werden kann, so würde durch den oben hypothetisch angenommenen ungleichzeitigen Ablauf einer solchen Welle bei zwei Arten immer nur so geringe Abstands-Differenzen der beiden Stadien entstehen können, dass wir sie eben nur als Varietäten bezeichnen könnten. Eine Summirung aber der Wirkung mehrerer successiv über dieselbe Art hinlaufenden Wellen könnte nicht eintreten, weil der Abstand von einer benachbarten Art immer wieder in beiden Stadien derselbe sein würde, sobald eine Welle ihren Weg vollendet hätte. Es könnten also auf diesem Weg nur Abstands-Differenzen vom Formwerthe einer Varietät entstehen und Incongruenzen bei systematischen Gruppen höheren Ranges würden auf diese Weise ihre Erklärung nicht finden.

Aber auch die zweite Form der Incongruenz spottet jeder Erklärung vom Standpunkt einer phyletischen Kraft aus. Wie sollte die Thatsache verstanden werden, dass Raupen- und Falter-Familien sich keineswegs immer decken, oder dass die Raupen es nur zur Bildung von Familien bringen, die Falter aber zum Theil scharf umschriebene Gruppen höherer Ordnung bilden?

Wie könnte eine innere zweckthätige Triebkraft innerhalb

desselben Organismus ganz verschiedene Zwecke verfolgen?

Wenn es die Absicht war, ein bestimmtes System auszuführen und darauf läuft ja die Annahme einer solchen Kraft immer hinaus, warum dann eine so unvollkommene, unsichere, ja verworrene Ausführung?

Ich muss es Andern überlassen, diese Fragen zu beantworten, für mich scheint eine Lebenskraft nicht blos deshalb zurückzuweisen, weil man mit ihrer Hülfe die Erscheinungen nicht verstehen kann, sondern vor Allem deshalb, weil sie überflüssig ist zur Erklärung derselben; nach allgemeinen Grundsätzen darf aber die Annahme einer unbekannten Kraft nur dann gemacht werden, wenn sie zum Verständniss der Erscheinungen unentbehrlich ist.

Ich glaube, dass sich die Erscheinungen sehr wohl begreifen lassen ohne eine solche Annahme und zwar sowohl die Erscheinungen der Congruenz, als die der Incongruenz in ihren beiden Formen, den ungleichen Abständen und der ungleichen Gruppenbildung.

Nehmen wir einmal an, es läge keine treibende Kraft in den Organismen, welche sie periodisch zum Abändern veranlasst, sondern jede Abänderung sei immer nur die Folge äusserer Einflüsse, sei in letzter Instanz nichts Anderes, als die Reaction, die Antwort gewissermassen des Organismus auf irgend einen von der Aussenwelt ausgehenden Reiz, so würde also eine jede Lebeform solange unverändert bleiben, als sie von einem zum Abändern zwingenden Reiz nicht getroffen wird. Solche Abänderungs-Anstösse können direkt oder indirekt wirken, d. h. sie können neue Abänderungen unmittelbar veranlassen, oder sie können durch Combination, Häufung oder Unterdrückung der schon vorhandenen individuellen Abweichungen eine Umbildung zu Wege bringen (Anpassung durch Naturzüchtung). Beide Formen der Einwirkung äusserer Einflüsse sind ja längst bereits als thatsächlich wirkend nachgewiesen, es wird also mit ihnen durchaus keine neue und erst zu beweisende Annahme gemacht, sondern es soll nur versucht werden, aus diesen bekannten Faktoren der Art-Umbildung allein die in Frage stehenden Erscheinungen zu erklären.

Fassen wir zuerst diejenige Form der Incongruenz ins Auge,

welche sich durch ungleiche Abstände der Formverwandtschaft kund gibt, so fällt vor Allem auf, dass dieselbe in einer ganz bestimmten Beziehung zu den verschiedenen systematischen Gruppen steht. Diese Form der Incongruenz bildet in der Ordnung der Lepidopteren die Regel bei Varietäten, findet sich sehr häufig noch bei Arten, verschwindet aber schon beinah vollständig bei Gattungen, und kommt bei Familien und Familiengruppen überhaupt nicht mehr vor. In dem Masse also als wir uns umfassenderen systematischen Gruppen zuwenden, nimmt die Incongruenz ab, die Congruenz zu und zuletzt siegt diese Letztere vollständig.

Wenn nun Congruenz eine gleiche Zahl gleichstarker Abänderungsstösse voraussetzt, so sehen wir also daraus, dass die Anzahl der Abänderungsstösse, welche bei Raupen und Schmetterlingen eingewirkt haben, um so genauer miteinander übereinstimmen, je grösser die systematischen Gruppen sind, welche miteinander verglichen werden. Und wie könnte es auch anders sein! Je grösser die systematische Gruppe ist, um so längere Zeiträume müssen zu ihrer Bildung erforderlich gewesen sein, um so zahlreichere Abänderungs-Anstösse müssen eingewirkt haben, ehe ihre Bildung zu Stande kam.

Wenn nun aber auch unter der Voraussetzung, dass der Anstoss zum Abändern stets von der Aussenwelt kommt, Nichts dafür spricht, dass die Abänderungs-Anstösse stets beide Stadien gleichzeitig und in demselben Zeitraum in gleicher Zahl treffen, so liegt doch auf der andern Seite auch nicht der geringste Grund zu der Annahme vor, dass lange Zeiträume hindurch immer nur die Raupen oder immer nur die Schmetterlinge von Abänderungsstössen getroffen worden seien. Wir können dies schon aus der Thatsache entnehmen, dass zwar Varietäten sich häufig nur auf das eine Stadium beziehen, dass in seltnen Fällen auch Artunterschiede nur bei den Raupen vorkommen, während die Schmetterlinge gleich geblieben sind, dass aber keine einzige Gattung bekannt ist, deren Arten sämmtlich die gleichen Raupen besässen. Es treffen also thatsächlich in dem Zeitraum, innerhalb dessen sich Gattungen bilden können, die Abänderungsstösse niemals blos das eine Stadium, sondern stets beide.

Wenn dies aber so ist, wenn innerhalb der Zeiträume, welche zur Bildung von Arten genügen, nur sehr selten und ganz ausnahmsweise blos das eine Stadium von Abänderungs-Anstössen getroffen wird, in der Regel aber beide, wenn auch nicht in gleicher Häufigkeit, so muss nothwendig in dem Masse, als die Zeiträume wachsen, die Differenz in der Anzahl der Abänderungsstösse, welche die Raupe und derer welche den Falter treffen, stetig abnehmen, mit ihr aber zugleich auch die Grösse der aus den Abänderungsstössen resultirenden morphologischen Differenzen. Mit der Anzahl der successiv sich häufenden Abänderungen wird sich der Unterschied in der Abänderungsgrösse beider Stadien relativ stets vermindern, bis er für unsere Blicke ganz verschwindet, ganz so wie wir eine Gruppe von drei Waizenkörnern von einer aus sechs Körnern bestehenden unterscheiden, nicht aber einen Haufen von 103 Körnern von einem der 106 Körner enthält.

Dass aber die kleinen Gruppen des Systems eine kurze, die grossen eine lange Bildungszeit hinter sich haben müssen, das bedarf keines besondern Beweises, sondern geht unmittelbar aus der Descendenztheorie hervor.

Alles Dieses wird sich aber nur dann so verhalten, wenn die Anstösse zum Abändern gleich stark sind — oder um ohne Bild zu sprechen, wenn Abänderungen nur an gleichwerthigen Körpertheilen eintreten, an solchen, deren Veränderungen von derselben physiologischen und morphologischen Bedeutung für den ganzen Organismus ist.

Dies ist nun aber bei den niederen Gruppen des Systems stets der Fall! Varietäten, Arten und Gattungen unterscheiden sich immer nur durch relativ geringe Unterschiede, tief greifende kommen hier nicht vor, das liegt schon im Begriff dieser Kategorien und hat, wie ich glaube, seine wahre Ursache darin, dass alle Abänderung nur in kleinsten Schritten geschieht, dass somit grössere Differenzen nur im Verlauf grösserer Zeiträume sich bilden können, innerhalb deren zugleich aber auch eine grössere Anzahl von Typen (Arten) entstehen, welche in verschiednen Graden form- und blutsverwandt sein müssen und des-

halb zusammen auch schon eine systematische Gruppe höheren Ranges bilden.

Für kürzere Bildungszeiten, wie sie zur Bildung niederer Gruppen, etwa der Gattungen, erforderlich sind, wird es keine Incongruenzen zur Folge haben, wenn bei den Raupen nur untypische Theile wie Zeichnung oder Bedornung der Haut abändert, bei den Faltern aber typische Theile, Flügel und Beine. Die Abänderungen, welche in diesem Zeitraum an den Flügeln u. s. w. ausgeführt werden können, sind in ihrer Gesammtheit doch noch viel zu gering, als dass sie einen erheblichen correlativen Einfluss auf den übrigen Bau des Körpers ausüben könnten und zwei Arten, deren Raupen und Falter gleich häufig abgeändert haben, werden uns gleiche Abstände zwischen Raupen und zwischen Faltern darbieten, wenn auch auf der einen Seite blos untypische, d. h. für die Gesammt-Organisation unwichtige Theile, auf der andern typische von der Abänderung betroffen waren. Hier wird rein nur die Anzahl der eingetretenen Abänderungen dafür massgebend sein, ob Congruenz oder Incongruenz zwischen beiden Stadien obwaltet.

Ganz anders aber, wenn grössere Zeiträume hindurch im einen Stadium nur typische, im andern nur untypische Theile der Abänderung unterworfen waren. Im ersteren Fall wird jetzt eine durchgreifende Umgestaltung des ganzen Baues eintreten können, da nicht nur die typischen Theile selbst, z. B. die Flügel, eine viel weiter gehende und in derselben Richtung sich fortsetzende Umgestaltung erleiden können, sondern da ihre Abänderung auch sekundär Umgestaltungen andrer Körpertheile herbeiführt.

Auf diese Weise glaube ich es erklären zu müssen, dass auch bei höheren Gruppen des Systems noch ungleicher Formabstand der beiden Stadien vorkommt und wenn diese Erklärung richtig ist, so ist damit auch zugleich die Ursache der auffallenden Erscheinung aufgedeckt, dass diese Incongruenz von der Varietät an bis zur Gattung abnimmt, bei dieser selbst nur ausnahmsweise vorkommt, dann aber bei den Familien wieder von Neuem auftritt und nach den höheren Gruppen zu immer mehr zunimmt. Bis zur Gattung hin beruht die Incongruenz lediglich

darauf, dass das eine Stadium öfter abgeändert hat, als das andere, bei der Familie, Familiengruppe und wie später bei den Ordnungen der Dipteren und Hymenopteren gezeigt werden soll, bei der Unterordnung und Zunft, beruht sie auf der Dignität der von der Abänderung vorwiegend betroffenen Körpertheile. Die Zahl der Abänderungen ist dann gleichgültig, weil sie überhaupt so gross ist, dass die Differenz für unser Auge verschwindet, aber auch die gleiche Zahl von Abänderungen kann jetzt, wo sie eben eine sehr grosse ist, eine weit stärkere oder weit schwächere Umgestaltung des ganzen Körpers herbeiführen, je nachdem sie vorwiegend typische oder untypische Theile betroffen hat, je nachdem die Abänderungen lange Zeit hindurch die gleiche Richtung einhielten, oder häufig in der Richtung wechselten.

Derartige ungleiche Formabstände, wie sie bei den höheren systematischen Gruppen vorkommen, sind wohl immer zugleich mit verschiedner Gruppenbildung verknüpft, die Raupen bilden andere systematische Gruppen als die Falter und zwar so, dass der eine Theil Gruppen höherer, oder niederer Art bildet, oder aber so, dass die Gruppen zwar auf beiden Seiten von gleicher Dignität, aber von ungleicher Grösse sind, dass sie sich nicht decken, sondern übereinander greifen.

Incongruenzen der letzteren Art zeigten sich in einzelnen Fällen innerhalb der Familien (Nymphaliden), ich will sie an dieser Stelle nicht näher analysiren, weil ihre Ursachen schärfer bei den später zu betrachtenden Ordnungen der Hymenopteren und Dipteren hervortreten. Die erste Art dieser Incongruenzen aber lässt sich bei den Schmetterlingen sehr gut in ihren Ursachen klar legen. Sie tritt am schärfsten hervor bei der Bildung von Familiengruppen.

Noch Niemand ist im Stande gewesen, durch ein einziges, durchgehendes Merkmal der Raupen die Gruppe der Tagfalter zu begründen und doch ist grade die Gruppe der Tagfalter bei den Schmetterlingen die schärfste und bestbegrenzteste in der ganzen Ordnung.

Wenn man einem gänzlichen Unkundigen keulenförmige Fühler als Hauptmerkmal der Tagfalter angibt, wird er niemals im Zweifel sein über die Zugehörigkeit irgend eines Schmetterlings

zu den Tagfaltern. Ein solches typisches, allen Familien in gleicher Weise zukommendes Merkmal fehlt aber bei den Raupen und man könnte deshalb mit Recht sagen, es gäbe keine Tagfalter-Raupen, vielmehr nur Equitiden-, Nymphaliden- und Heliconiden-Raupen. Wohl vermag man die Raupen der einzelnen Familien durch charakteristische Merkmale zu sondern und in sofern wird es einem Kenner nicht schwer werden, im einzelnen Falle eine Tagfalterraupe als solche zu erkennen, aber sie besitzt nur ein Familien-Merkmal, entbehrt aber eines Merkmals höherer Ordnung.

Zum Theil beruht diese Incongruenz darauf, dass der Formabstand zwischen einer Rhopaloceren- und einer Heteroceren-Familie auf Seite der Schmetterlinge weit grösser ist, als auf Seite der Raupen; gäbe es nur eine einzige Familie der Tagfalter auf der Erde, etwa die der Equitiden, so würden wir derselben auf Seite der Schmetterlinge den Rang einer Unterordnung zugestehen dürfen, auf Seite der Raupen aber nicht; derartige Fälle kommen thatsächlich vor, wie denn später ein solcher aus der Ordnung der Dipteren besprochen werden soll. Damit allein aber ist noch nicht erklärt, warum eine ganze Reihe von Familien auf Seite der Falter denselben grösseren morphologischen Abstand von den Familien anderer Gruppen zeigen.

Es muss also Zweierlei hier erklärt werden: Erstens: warum ist der Formabstand zwischen den Faltern der Tag- und Nachtschmetterlinge grösser, als der zwischen ihren Raupen; und Zweitens: warum werden die Imagines der Tagfalter durch gemeinsame Charaktere zu einer höheren Gruppe verbunden, die Raupen aber nicht?

Auf beide Fragen ist die Antwort von dem hier vertretnen Standpunkte aus leicht zu finden. Was die erste Frage betrifft, so findet sie ihre Lösung darin, dass der Formabstand stets genau dem Funktionsabstand entspricht, d. h. dem Abstand in der Lebensweise.

Vergleichen wir nun eine Tagfalter- mit einer Nachtfalterfamilie, so kann kein Zweifel sein, dass der Unterschied in den Lebensbedingungen auf Seite der Falter bei weitem grösser ist, als auf Seite der Raupen.

Die Unterschiede in der Lebensweise der Raupen sind über-

haupt sehr gering. Alle leben von Pflanzentheilen, müssen grosse Quantitäten von Nahrung aufnehmen und können deshalb die Nahrungsaufnahme nur kurze Zeit unterbrechen. Deshalb verlassen sie ihre Nahrungspflanze nie auf lange Zeit und es ist wichtiger für sie, sich fest anklammern, als sehr schnell und lange laufen zu können. Sie brauchen aber auch ihre Nahrung nicht lange zu suchen, denn sie leben in der Regel in einem Ueberfluss derselben und damit hängt die geringe Entwicklung ihrer kurzsichtigen und wenig entwickelten Augen, sowie ihrer übrigen Sinnesorgane zusammen.

Im Grossen und Ganzen leben die Raupen unter sehr uniformen Bedingungen, so mannichfaltig dieselben auch im Einzelnen variirt sein können.

Die grössten Unterschiede der Lebensweise, welche bei Schmetterlingsraupen vorkommen, zeigen die Holzfresser auf. Aber selbst bei diesen, die durch steten Abschluss von Licht, durch die Härte des Nahrungstoffes, durch den Einschluss in engen, von harten Wänden begrenzten Gängen, durch die eigenthümliche Art der Fortbewegung in diesen Gängen doch wirklich in mehreren Beziehungen anders situirt sind, als die übrigen, frei auf Pflanzen lebenden Raupen, hat die Anpassung an diese Lebensbedingungen doch nicht irgendwie durchgreifende Veränderung der typischen Zusammensetzung des Körpers hervorgerufen; diese Raupen, welche, nebenbei gesagt, den verschiedensten Familien angehören, sind mehr oder minder farblos, plattgedrückt, haben alle sehr kräftige Kiefer und kleine Füsse, aber bei keiner einzigen finden wir die Anzahl der Segmente verringert, welche den Körper zusammensetzen, oder die typischen Gliedmassen geschwunden oder irgend erheblich umgewandelt, alle ohne Ausnahme haben 16 Füsse, wie die übrigen Raupen, mit Ausnahme der Spanner.

Wenn nun selbst unter den möglichst abweichenden Lebensverhältnissen die Anpassung der Form mit relativ geringen, gegewissermassen oberflächlichen Abänderungen zu erzielen war, so werden wir bei der grossen Mehrzahl der Raupen, bei allen, welche auf der Oberfläche der Pflanzen, oder in weichen Pflanzentheilen (die meisten Microlepidoptera) leben, jedenfalls noch weniger typische Abänderungen erwarten können. Die ganze grosse Mannichfaltigkeit der Raupenformen beruht wesentlich auf verschiedner

Ausbildung der Haut und der in ihr gelegenen Theile; die Haut ist entweder nackt und kann dann mit den verschiedensten Farben bemalt, theils sympathisch, theils auffallend gefärbt, oder mit einer Schutz- oder Trutzzeichnung versehen sein, sie kann mit Haaren bedeckt sein, welche nesseln, mit Dornen, welche stechen, sie kann einzelne ihrer Drüsen zu gewaltiger Grösse entwickeln, mit grellen Farben und stinkendem Sekret versehen (Nackengabel der Papilioniden, Schwanzdrüse der Gabelschwänze), sie kann aber auch durch Hervorbringung von Warzen, von Ecken, Spitzen, Höckern aller Art der Raupe die sonderbarsten Gestalten verleihen, deren Bedeutung für das Leben des Thiers uns noch keineswegs überall klar ist, typische Theile aber werden durch alle diese mannichfaltigen Aenderungen nicht wesentlich beeinflusst. Höchstens verändert sich die Form der einzelnen Körperabschnitte und damit die des ganzen Thiers (asselartige Schildraupen der Lycaeniden), niemals aber schwindet einer derselben und selbst eine bedeutende Verlängerung der Gliedmassen findet sich nur in sehr seltnen Fällen (Stauropus Fagi).

So darf man also wohl sagen, dass der Bau der Raupen in Folge uniformer Lebensbedingungen ein im Ganzen ungemein uniformer ist. Trotz der grossen Mannichfaltigkeit der äussern Erscheinung verändert sich der Totalbau der Raupe nicht, nur seine Ausschmückungen variiren bald nach dieser, bald nach jener Richtung und passen sich auf Grundlage des bereits Ererbten den verschiedenen Special-Lebensbedingungen aufs Beste an.

Alles dieses verhält sich bei den Faltern ganz anders. Hier begegnen wir sehr bedeutenden Verschiedenheiten der Lebensbedingungen. Die Tagfalter, welche unter dem Einflusse des direkten Sonnenlichtes und weit höherer Temperatur leben, welche während einer ungleich grösseren Stundenzahl des Tages fliegen, müssen wohl in ihren Bewegungsorganen (Flügeln), ihrer Behaarung, in der Entwicklung ihrer Augen und übrigen Sinnesorgane anders ausgerüstet sein, als Nachtfalter. Allerdings sind wir heute noch nicht im Stande, den speciellen Nachweis zu liefern, dass die einzelnen Organe der Tagfalter dem Leben bei Tage genau angepasst sind, aber schon der Umstand lässt es uns mit Sicherheit im Allgemeinen erschliessen, dass es keinen

einzigen Tagfalter gibt, der bei Nacht flöge! Man wird mir nicht einwerfen wollen, dass es ja gar manche »Nachtfalter« gäbe, welche bei Tage fliegen. Es scheint allerdings keine grosse Veränderung des Baues nöthig zu sein, um einen als »Nachtfalter« organisirten Schmetterling zu befähigen, auch bei Tage zu fliegen. Dies beweist aber Nichts gegen die Ansicht, dass der Bau der Tagfalter auf Anpassung an das Tagesleben beruhe.

Analoge Fälle kommen bekanntlich in zahlreichen Thiergruppen vor. So sind die Krebse (Decapoden) offenbar für das Wasser organisirt, es gibt aber Krabben, welche weite Reisen zu Lande unternehmen. Nicht weniger scheinen die Fische ausschliesslich auf das Wasser berechnet zu sein und doch vermag der Kletterfisch stundenlang auf dem Lande zu leben.

Nicht dieses ist ungewöhnlich und verlangt eine besondere Erklärung, dass Nachtfalter zum Theil bei Tage fliegen, sondern vielmehr umgekehrt die eben erwähnte Thatsache, dass kein einziger Rhopalocere bekannt ist, der bei Nacht flöge. Man darf daraus wohl den Schluss ziehen, dass dieselben vermöge ihrer Organisation unfähig sind zum Nachtleben.

Nehmen wir nun einmal an *), eine dem Tagesleben angepasste Schmetterlingsfamilie liesse aus sich im Laufe der Zeit eine Nachtfalterfamilie hervorgehen, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass die Umwandlung des Baues auf Seite der Falter bei weitem stärker sein würde, als auf Seite der Raupen. Auch die Letztern könnten nicht ganz unverändert bleiben, nicht deshalb, weil ihre Falter zum Nachtleben übergehen, was für die Raupen völlig gleichgültig wäre, wohl aber deshalb, weil dieser Uebergang nur sehr allmälig, nur im Laufe sehr langer Generationsfolgen geschehen kann und weil in so langen Zeiträumen auch die Lebensbedingungen für die Raupen nothwendigerweise oftmals wechseln werden. Es wurde oben gezeigt, dass schon in dem Zeitraum, wie er zur Bildung einer neuen Art erforderlich ist, stets auf beiden Seiten Abänderungsanstösse eintreten, wie viel mehr also, wenn es sich um die Bil-

---

*) Nur der Einfachheit halber mache ich diese Annahme, nicht etwa, weil ich überzeugt wäre, dass die heutigen Rhopalocera wirklich die älteste Gruppe der Schmetterlinge darstellen.

dung einer Gruppe von viel höherem Rang handelt, zu deren Feststellung ein ungleich längerer Zeitraum nothwendig ist. Es werden also in dem angenommenen Falle auch die Raupen abändern, aber sie werden weit geringere Veränderungen erleiden, als die Falter. Während bei diesen in Folge der gänzlich abweichenden Lebensbedingungen fast alle typischen Theile des Körpers einer tiefgreifenden Umgestaltung unterworfen werden, ändern sich die Raupen vielleicht nur in ihrer Zeichnung, oder ihrem Haar- oder Borstenkleid, oder in irgend welcher andern Aeusserlichkeit, während ihre typischen Theile nur unwesentliche Umgestaltungen erfahren.

Auf diese Weise lässt es sich leicht verstehen, dass die Raupen einer Noctuiden-Familie nicht stärker von denjenigen einer Tagfalterfamilie abweichen, als diese von einer andern Tagfalterfamilie, sowie weiter, dass die Falter einer Rhopaloceren- und einer Heteroceren-Familie weit grössere Form-Abstände erkennen lassen, als ihre Raupen. Damit wäre also der ungleiche systematische Werth, den man einer einzelnen Tagfalter-Familie in ihren Raupen und in ihren Faltern beilegen müsste, erklärt. Die ungleichen Form-Abstände fallen genau zusammen mit ungleichem Abstand der Lebensbedingungen.

Wenn aber sämmtliche Tagfalter-Familien dieselbe Bildung ihrer typischen Körpertheile (Fühler, Flügel u. s. w.) aufweisen und eben dadurch noch deutlicher sich als eine höherwerthige systematische Gruppe, als eine Familiengruppe oder Unterordnung den übrigen Schmetterlingsgruppen gegenüberstellen, während ihre Raupenfamilien durch keine gemeinsamen Merkmale verbunden erscheinen, so liegt die Ursache dieser Incongruenz einfach darin, dass eben nur die Falter unter eigenthümlichen Bedingungen leben, welche ihnen allen gemeinsam sind, bei andern Schmetterlingsgruppen aber nicht wiederkehren. Ihre Raupen leben gradeso, wie die aller übrigen Schmetterlingsfamilien, sie weichen in ihrer Lebensweise durchaus nicht weiter von den Familien der Nachtfalter ab, als untereinander.

Wir sehen also hier eine Gemeinsamkeit der Form genau in demselben Umfange auftreten, in welchem auch Gemeinsamkeit der Lebensbedingungen vorhanden ist. Für alle bei Tage lebenden

Falter liegt in diesem Tagesleben eine solche Gemeinsamkeit und dem entsprechend finden wir auch nur sie, nicht aber ihre Raupen durch gemeinsame Charaktere zu einer Gruppe verbunden.

Aber auch für die Raupen finden wir eine Uebereinstimmung der Lebensbedingungen, nur in einem viel weiteren Umfang, in dem der ganzen Ordnung. Innerhalb der Ordnung der Schmetterlinge sind die Lebensbedingungen der Raupen — wie soeben gezeigt wurde — im Ganzen sehr einförmig und dementsprechend stimmt auch der Bau der Raupen aller Falterfamilien in seinen wesentlichen d. h. typischen Theilen fast genau überein.

So erklärt sich die sonst ganz unverständliche Erscheinung, dass die Raupen zwar nicht die Unterordnungsgruppe der Tagfalterraupen bilden, dann aber doch wieder zu der noch höheren Gruppe (Ordnung) der Schmetterlingsraupen zusammentreten, sie bilden Familien und eine Ordnung zusammen, aber nicht die dazwischenliegende Kategorie der Unterordnung. Es widerlegt sich damit zugleich der Einwand, den man allenfalls versuchen könnte, dass nämlich Larvenformen vermöge ihrer »niederen und unentwickelten« Organisation es nicht zur Bildung höherer, systematischer Gruppen bringen könnten.

Ich muss überhaupt auf diese Form der Incongruenz, der Bildung ungleichwerthiger und ungleich grosser systematischer Gruppen in theoretischer Beziehung das grösste Gewicht legen. Ich halte sie, wie ich oben schon kurz andeutete, für gänzlich unvereinbar mit der Annahme einer phyletischen Kraft. Wie wäre es denkbar, dass eine solche Kraft in demselben Organismus nach zwei ganz verschiednen Richtungen arbeitete, dass sie dieselben Arten in ihrem Raupenzustand zu einem ganz andern System zusammenstellte, als im Zustande des Falters, dass sie aus den Raupen nur Familien, aus den Faltern aber auch Unterordnungen bildete? Wenn eine innere treibende Ursache existirte, deren Tendenz es wäre, bestimmte Gruppen thierischer Formen derart ins Leben zu rufen, dass dieselben zusammen ein harmonisches Ganze bildeten, in welchem die einzelnen in ganz bestimmten, morphologischen Beziehungen zueinander ständen, so müsste es dieser ja ein Leichtes gewesen sein, den Raupen der Tagfalter irgend ein

kleines Merkmal mitzugeben, welches sie als solche charakterisirt, ihnen gewissermassen den Stempel »Rhopalocera« aufgedrückt hätte!

Davon sehen wir indessen Nichts, vielmehr verhält sich Alles genau so, wie es sich verhalten müsste, wenn die Umwandlungen der organischen Welt ausschliesslich auf äussere Anstösse hin erfolgten.

III. Incongruenzen bei andern Insektenordnungen.

Wenn auch die Ordnung der Schmetterlinge in vielfacher Hinsicht besonders günstig ist für eine Untersuchung, wie sie im vorigen Abschnitt angestellt wurde, so wird es doch nicht ohne Nutzen sein, auch einige der andern metamorphischen Insekten-Ordnungen auf die Formverwandtschaften ihrer beiden Hauptstadien zu prüfen und zu untersuchen, ob auch hier die Bildung systematischer Gruppen der beiden Stadien mit dem Umfang gemeinsamer Lebensbedingungen zusammenfällt.

Hymenopteren.

Bei dieser Ordnung kann über die Zusammengehörigkeit, die Formverwandtschaft der Imagines kein Zweifel sein. Die eigenthümliche Verbindung des Pro- und Mesothorax, die Zahl und Aderung der Flügel, die beissenden, zugleich mehr oder weniger auch zum Lecken eingerichteten Mundtheile gehen durch die ganze Ordnung hindurch und lassen keinen Zweifel, dass die Ordnung der Hymenopteren in der Formverwandtschaft ihrer Imagines gut begründet ist.

Ganz anders aber mit ihren Larven. Man darf kühn behaupten, dass die Ordnung niemals aufgestellt worden wäre, hätte man nur ihre Larven gekannt! Zwei ganz verschiedne Typen von Larven kommen hier vor, der eine — raupenartig — zeigt einen deutlich ausgebildeten hornigen, mit den typischen beissenden Insekten-Mundtheilen bewaffneten Kopf und einen Leib aus 13 Segmenten, an welchem ausser einer wechselnden Zahl von Afterfüssen immer drei

Paare von hornigen Thoracalfüssen sitzen; der andre Typus ist madenförmig, ohne hornigen Kopf, ganz ohne oder wenigstens ohne die drei typischen Insekten-Kieferpaare und ohne After- und Thoracalfüsse. Nicht einmal die Anzahl der Leibesringe ist dieselbe, denn bei den Raupen der Blattwespen finden sich deren 13 ausser dem Kopf, bei den madenförmigen Bienenlarven aber zeigen sich im Ganzen nur 14 Leibesabschnitte, bei den Gallwespen und Ichneumoniden nur 12 oder 10. Man würde auch sehr irren, wollte man die zusammenfassenden Merkmale in innern Organen aufzufinden hoffen. Der Darmtractus verhält sich ganz verschieden bei beiden Larventypen, wie schon daraus hervorgeht, dass den madenförmigen Larven die Afteröffnung fehlt; höchstens das Trachensystem und Nervensystem zeigt eine gewisse Uebereinstimmung, die aber auch nicht vollständig ist.

Die Ordnung der Hymenopteren existirt also genau genommen und rein morphologisch gedacht nur in den Imagines; in den Larven existiren nur die Gruppen der raupenförmigen und madenförmigen Larven.

Die ersteren haben grosse Aehnlichkeit mit den Schmetterlingsraupen und ohne alle Kenntniss der weiteren Entwicklung könnte man versucht sein, sie mit diesen in eine Gruppe zu vereinigen. Allerdings unterscheiden sich beide durch gewisse Einzelheiten im Bau der Kopfgliedmassen durch die Zahl der Leibesringe, Afterfüsse u. s. w. nicht unwesentlich und man würde sie deshalb wohl als zwei Unterordnungen einer Ordnung der Raupen aufführen, jedenfalls aber würde man sie für weit näher formverwandt halten, als die Raupen- und die Madenform der Hymenopteren.

Ist es nun aber denkbar, dass die Imagines der Hymenopteren, dass Pflanzenwespen und Stachelwespen sich nur zufällig so ähnlich sehen, in Wahrheit aber von ganz verschiednen Stammformen aus sich gebildet haben, deren eine etwa mit den Schmetterlingsraupen aus einer Wurzel kam, die andere etwa mit den madenförmigen Fliegenlarven?

Gewiss nicht! die gemeinsamen Charaktere sind zu durchgreifender und tiefliegender Art, als dass hier eine blos äussere Aehnlichkeit vorliegen sollte; schon allein aus dem Bau der Imagines lässt sich mit grosser Wahrscheinlichkeit ein gemeinsamer Ursprung

aller Hymenopteren ableiten. Zur Gewissheit aber wird derselbe dadurch erhoben, dass wir die phyletische Entwicklung der madenförmigen Hymenopteren-Larven aus raupenförmigen durch die Ontogenese der Ersteren nachweisen können. Durch die schönen Untersuchungen Bütschli's über die embryonale Entwicklung der Biene*) wissen wir, dass der Embryo der Made einen vollständigen, aus vier Segmenten bestehenden Kopf besitzt mit den typischen drei Paaren von Kiefern, dass aber später diese Kopfsegmente sich nicht zu einem wirklichen hornigen Kopf weiterbilden, sondern vielmehr zusammenschrumpfen, dass die Kiefer schwinden mit einziger Ausnahme des ersten Paares, welches in Gestalt weicher, mit kleinen Hornspitzchen versehener Stücke erhalten bleibt. Wir wissen auch, dass auf den drei vordersten Leibessegmenten im Embryo die drei typischen Beinpaare hervorwachsen in derselben Gestalt rundlicher Blätter, in der sie bei allen Insekten zuerst erscheinen, dass aber auch diese noch vor der Geburt der Larve vollständig wieder zurückgebildet werden und ganz ebenso geht es mit paarigen Gliedmassen-Anlagen sämmtlicher (?)**) übrigen Segmente, welche schon in dieser ersten Anlage eine geringe Verschiedenheit von den drei vorderen Beinanlagen erkennen lassen.

Die Maden der Hymenopteren stammen also von Formen ab, welche einen hornigen Kopf mit Fühlern und drei Kieferpaaren, und einen dreizehngliedrigen Leib besassen, dessen drei vorderste Segmente Beine trugen, welche etwas verschieden waren von den Beinpaaren der übrigen Leibessegmente. Das heisst also: sie stammen von Larven ab, welche im Allgemeinen den Bau der heutigen Blattwespenlarven oder sog. After-Raupen besassen.

Somit wäre die gemeinsame Herleitung aller Hymenopteren aus einer gemeinsamen Wurzel sicher gestellt.

Woher rührt aber der so ganz ungleiche Abstand in der Form-

*) Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie Bd. XX, S. 519.

**) Ob nicht das vierte, elfte und zwölfte Segment, wie bei den heute lebenden Afterraupen aller Blattwespen, ohne Fussanlagen sind? Aus den Abbildungen Bütschli's möchte ich es fast schliessen (siehe z. B. Taf. XXV, Fig. 17 A).

verwandtschaft der Larven und der Imagines? So wie uns heute die madenförmigen Larven als fertige, lebensfähige Thiere vorliegen, sind sie ohne Zweifel ausserordentlich viel weiter von den raupenförmigen Larven entfernt, als die Pflanzenwespen von den Stachelwespen. Während Pflanzenwespen und Stachelwespen sich nur durch die verschiedene Gestaltung der typischen Körpertheile, Gliedmassen u. s. w. unterscheiden, werden ihre Larven durch viel tiefer greifende Unterschiede getrennt; wichtige, typische Gliedmassen schwinden in der einen Gruppe ganz, während sie in der andern zu voller Entwicklung gelangen u. s. w.

Es besteht also bei den Hymenopteren eine sehr beträchtliche Incongruenz des morphologischen d. h. des auf reine Formverwandtschaft basirten Systems der Larven und der Imagines. Der Grund derselben ist nicht schwer zu finden: Die Lebensbedingungen der Imagines weichen ungleich schwächer von einander ab, als die der Larven! Die Lebensbedingungen der Imagines gleichen sich in allen grossen Zügen; alle Hymenopteren leben hauptsächlich in der Luft, im Fluge, alle am Tage, und auch in der Ernährungsweise sind keine allzuweiten Unterschiede bemerkbar. Ihre Larven dagegen leben unter fast diametral entgegengesetzten Verhältnissen, diejenigen der Pflanzenwespen leben nach Raupenart auf oder in Pflanzen, in beiden Fällen stets auf ihre eigne Locomotion zur Erreichung und auf ihre Kauwerkzeuge zur Verkleinerung der Nahrung angewiesen; die Larven der übrigen Hymenopteren aber bedürfen sämmtlich keiner Ortsbewegung und keiner Zerkleinerungswerkzeuge, um ihre Nahrung zu erreichen und um sie zu geniessen, sei es, dass sie in Zellen gefüttert werden, wie die Bienen und Raupwespen, sei es, dass sie in Pflanzengallen aufwachsen, deren Säfte sie saugen, sei es, dass die als Parasiten andrer Insekten von deren Blute sich ernähren. Wir können wohl begreifen, dass bei dieser ganzen letzteren Gruppe die Beine schwanden, die Kiefer ebenfalls schwanden oder doch nur in einem Paar und auch dieses nur in sehr reducirtem Zustande persistirten und dass die hornige Schale des Kopfes, die Ansatzfläche der Kaumuskeln, mit diesen verloren ging, ja dass die Segmente des Kopfes selbst mehr oder weniger schrumpften, als die Sinnesorgane eingingen, welche auf ihm ihre Stelle gefunden hatten.

Die Incongruenz äussert sich aber noch in anderer Weise als durch den relativ grösseren morphologischen Abstand der Larven: es findet auch eine andere Gruppirung statt bei Larven als bei Imagines.

Wenn man die Hymenopteren blos nach den Formenverwandtschaften der Imagines eintheilt, so wird die alte Scheidung in zwei Unterordnungen die richtigste sein, in die Hymenoptera Terebrantia oder Ditrocha und in die Hymenoptera Aculeata oder Monotrocha. Die unterscheidenden Merkmale, Legeröhre oder Stachel, ein oder zweigliedrige Trochanter sind doch von durchgreifender Bedeutung. Diesen beiden Unterordnungen entsprechen nun aber keineswegs die beiden Larventypen, sondern bei den Terebrantia kommen Familien mit raupenartigen und solche mit madenartigen Larven vor.

Die Ursache liegt darin, dass bei einem Theil dieser Familien die Larven in Thieren oder in Pflanzengallen schmarozen und dadurch nach ganz andrer Richtung hin den Bau ihres Körpers umgewandelt haben. Die Lebensweise der Imagines dagegen ist in ihren Hauptzügen dieselbe.

Wir haben also hier wieder den Fall, dem wir schon bei den Rhopaloceren unter den Schmetterlingen begegnet sind, dass die Imagines zu einer höhern Einheit verbunden scheinen als die Larven, weil jene unter im Grossen und Ganzen übereinstimmenden Lebensbedingungen, diese aber unter sehr abweichenden leben.

Man hat nun freilich in den neueren zoologischen Lehrbüchern die alte Eintheilung der Hymenopteren in nur zwei Unterordnungen aufgegeben, man theilt sie in drei: Pflanzenwespen, Schmarozerwespen und Stachelwespen, aber dieses System ist eben mit Rücksicht auf den so verschiednen Bau der Larven aufgestellt worden. Ob es richtiger ist, als das alte, d. h. ob es die genealogische Verwandtschaft besser ausdrückt, will ich hier nicht untersuchen.

Dipteren.

Auch bei den genuinen Dipteren (nach Abzug der Pulicinen und Pupiparen) stimmen die Imagines in allen Hauptcharakteren überein, Zahl und Bau der Flügel, Zahl und Gliede-

rung der Beine, eigenthümlicher Bau der Brust (Verschmelzung der drei Segmente des Thorax), ja selbst Bau der Mundtheile variiren nur innerhalb enger Grenzen.

Dem entspricht die in ihren Hauptzügen gleichmässige Lebensweise: alle genuinen Dipteren leben im Licht, bewegen sich vorwiegend durch Fliegen, laufen aber auch alle zugleich, alle endlich, welche im Imago-Zustand überhaupt Nahrung geniessen, ernähren sich von flüssigen Stoffen.

Ihre Larven dagegen sind nach zwei grundverschiedenen Typen gebaut, die einen, — ich bezeichne sie als den **Schnaken-Typus** — besitzen einen hornigen Kopf mit Augen, drei Kieferpaaren und mit kürzeren oder längeren Fühlern, sowie einen aus 12 bis 13 Segmenten zusammengesetzten Leib, der zwar nie die typischen drei Brustfüsse hervorbringt, wohl aber häufig sog. Afterfüsse am ersten und letzten Segment. Die andern Dipterenlarven sind madenförmig, ohne hornigen, ja ohne jeglichen Kopf, denn der erste, dem Kopfe homologe Abschnitt zeichnet sich nicht einmal durch bedeutendere Grösse von den übrigen aus, ist vielmehr im Gegentheil viel kleiner. Die typischen Insektenmundtheile fehlen gänzlich, statt ihrer findet sich ein verschieden geformter, im Munde gelegener, vorstreckbarer, ganz eigenthümlicher Hakenapparat. Ausser dem ersten, augenlosen Segmente sind nur noch elf andere vorhanden, an welchen niemals Afterfüsse sich entwickeln.

Die Lebensweise beider Larvengruppen differirt sehr bedeutend. Wenn auch die »Maden« der Fliegen meist nicht völlig unfähig zu jeder Locomotion sind, wie die der Hymenopteren (Bienen, Schlupfwespen), so sind sie doch vorwiegend auf kleine Bewegungen innerhalb der Nahrungssubstanz angewiesen, auf welche sie als Ei abgesetzt wurden. Sie gehen nicht ihrer Nahrung nach, sei es, dass sie nach Art der Schlupfwespen als Parasiten im Innern anderer Insekten (Tachinen), sei es, dass sie in faulenden thierischen oder pflanzlichen Stoffen leben oder aber mitten unter ganzen Schaaren sessiler Beutethiere, wie die Syrphidenlarven unter den Blattläusen. Gewöhnlich sogar verpuppen sie sich an demselben Orte, an welchem sie als Larve gelebt haben, und zwar in ihrer Larvenhaut, welche zu einer tonnenförmigen Puppenhülle erhärtet. Nur wenige verlassen den Ort ihrer

Ernährung und verpuppen sich erst nach Beendigung einer kleinen Reise (Eristalis).

Wie bei den Hymenopteren-Larven, so lässt sich auch hier der Bau der Larven aus den Eigenthümlichkeiten ihrer Lebensweise verstehen. Thiere, welche im Innern einer Nahrungsmasse leben, brauchen weder besondere Locomotionsorgane, noch besonders entwickelte Sinnesorgane (Augen.) Sie bedürfen auch nicht der drei Kieferpaare, da sie stets nur flüssige Nahrung geniessen und auch der im Innern des Mundes gelegenen Haken sich nicht zum Zerkleinern der Nahrung, sondern zum Festhaken des ganzen Körpers bedienen. Mit den Kiefern und ihrer Muskulatur fällt aber auch die Nothwendigkeit fester Ansatzflächen für beide weg, d. h. ein horniger Kopf.

Die Lebensweise der Larven des Schnaken-Typus ist in den meisten Punkten ganz entgegengesetzt. Die meisten und zwar grade die typisch ausgebildeten von ihnen müssen sich ihre Nahrung suchen, sei es, dass sie vom Raube leben, wie Culiciden und manche Tipuliden (Corethra) und Musciformes (Simulia), sei es, dass sie von Pflanzen sich ernähren, die sie zum Theil sogar zusammenschleppen und zu einer schützenden Wohnröhre verarbeiten (einige Chironomus-Arten). Viele leben im Wasser und bewegen sich sehr rasch, andere in der Erde und in vegetabilischen Stoffen, aber selbst die in Pilzen wohnenden Arten wandern zum Theil auf weite Strecken hin fort, wie der oft besprochene »Heerwurm« lehrt (aus Tausenden der Larven von Sciara Thomae gebildet).

Es entsprechen nun im Allgemeinen die beiden Larventypen den beiden grossen Familiengruppen, in welche man die genuinen Dipteren in der Regel und wie mir scheint mit Recht eintheilt; in dieser Hinsicht besteht also Gleichheit der Formverwandtschaft, die Gruppenbildung ist dieselbe und die Incongruenz beruht nur darauf, dass der Formabstand zwischen den beiderlei Larven ungleich grösser ist als zwischen den beiderlei Imagines *).

*) Es ist mir nicht unbekannt, dass die beiden Unterordnungen der genuinen Dipteren, die Kurzhörner (Brachycera) und Langhörner (Neurocera) durchaus nicht scharf abgegrenzt sind, auch weiss ich wohl, dass es Larvenformen gibt, welche den einen mit dem andern Larventypus verbinden. Die Verbindungsglieder bei den Imagines fallen aber keineswegs immer mit den Verbindungsgliedern der Larven zusammen und es besteht hier eine zweite,

Dass der Abstand der Form bei den Larven grösser ist, als bei den Imagines kann keinem Zweifel unterliegen, dass aber aus dieser weiteren Formverwandtschaft nicht auf einen sehr weit zurückliegenden gemeinsamen Ursprung, also auf eine sehr weite Bluts-Verwandtschaft geschlossen werden darf, geht nicht nur aus der Existenz von Uebergangsformen zwischen beiden Unterordnungen hervor, sondern läst sich hier wie bei den Hymenopteren aus der embryologischen Entwicklung der madenförmigen Larven entnehmen.

Schon vor zwölf Jahren habe ich nachgewiesen*), dass die madenförmigen Larven der Musciden als Embryonen einen wohlentwickelten Kopf mit Antennen und drei Kieferpaaren besitzen, dass aber im weitern Verlauf der embryonalen Entwicklung eine merkwürdige Reduction und Umformung dieser Theile vor sich geht, so zwar dass zuletzt die vier Kopfsegmente als ein einziger kleiner Ring erscheinen, gebildet von den miteinander verschmolzenen Maxillenpaaren, während der sog. »Vorderkopf« (das erste Kopfsegment) nebst den Mandibeln zu dem im Innern des Körpers gelegenen mit einem Hakenapparat bewaffneten Schlundkopf sich umwandelt.

Ich habe damals keinen Schluss auf die phyletische Entwicklung dieser Larvenformen daraus abgeleitet, so wenig als dies von Bütschli sechs Jahre später in Bezug auf den ganz analogen Fall der Bienenlarve geschehen ist. Der Schluss ist aber so selbstverständlich, dass es mich wundert, dass er bis jetzt noch nicht gezogen worden ist**).

Es kann überhaupt nicht zweifelhaft sein, dass die sog.

---

sehr auffallende Incongruenz der morphologischen Verwandtschaft, die wiederum nur darauf zu beziehen ist, dass das eine Stadium durch stärker abweichende Lebensverhältnisse auch in der Form stärker abgewichen ist, als das andere. Grade hier wird die Einsicht indessen dadurch erschwert, dass ausser ächter Formverwandtschaft auch noch scheinbare, durch Convergenz bedingte hinzukommt, so dass ohne ganz genaues Eingehen ins Einzelne die Form- und genealogischen Verwandtschaften der Zweiflügler nicht zu entwirren sind. Es wäre übrigens von grossem Interesse, den Versuch zu machen und ich hoffe, später dazu Musse zu finden.

*) Entwicklung der Dipteren. Leipzig 1864.

**) Lubbock schliesst aus der Anwesenheit von Thoracalbeinen bei dem Bienenembryo auf Abstammung von einer campodeaartigen Larve, übersieht aber dabei, dass auch die Anlage der Abdominalfüsse nicht fehlt. A. a. O. S. 28.

»wurmförmigen«, besser madenförmigen Larven der Insekten durchaus keine sehr alten Formen sind, sondern im Gegentheil sehr recente, wie dies wohl zuerst Fritz Müller*), später Packard**) und Brauer***) hervorgehoben haben und wie es auch in der neuesten Schrift über Phylogenie der Insekten von Paul Mayer†) festgehalten wird.

Offenbar stammen die »Maden« der Zweiflügler von einer Larvenform ab, welche einen hornigen Kopf, Fühler und drei Kieferpaare, welche jedoch an den Segmenten des Leibes keine Gliedmassen besass; sie sind also in ganz eigenthümlicher Weise umgewandelte und einer neuen Lebensweise angepasste gewöhnliche Dipterenlarven des Schnakentypus sowie die »Maden« der Hymenopteren in ähnlicher, wenn auch keineswegs gleicher Weise umgewandelte Blattwespenlarven sind.

Die Aehnlichkeit zwischen beiden ist zum grossen Theil eine rein äusserliche und beruht auf dem Vorgange, welchen Oscar Schmidt als Convergenz bezeichnet hat, auf Anpassung heterogener Thierformen an gleiche Lebensbedingungen. Durch Anpassung an das Leben im Innern flüssiger Nahrungsmassen haben raupenartige Hymenopteren-Larven und tipulidenartige Dipteren-Larven einen ähnlichen äussern Habitus und auch manche Aehnlichkeit der innern Structur, kurz einen ziemlich hohen Grad von Formverwandtschaft erlangt, der wohl im Stande wäre, den weiten Abstand in der Blutsverwandtschaft zu verdecken, wenn uns nicht einerseits die embryologischen Formen, andrerseits die Imagines darüber Aufklärung verschafften.

Es ist gewiss von grossem Interesse, dass noch in einer dritten Insektenordnung ganz sporadisch madenförmige Larven vorkommen, bei den Käfern, und dass ihre Entstehung hier auf den Einfluss genau derselben Lebensbedingungen zurückgeführt werden muss, welche auch die Bienen-Maden hervorgerufen

*) „Für Darwin.“ Leipzig 1864. S. 80.

**) Mem. Peabody Academy of Science, Vol. I. No. 3.

***) Verhandl. Wien. Zoolog. Botan. Gesellsch. 1869, p. 310.

†) Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Eine akademische Preisschrift. Jen. Zeitschrift Bd. X. Neue Folge III. Heft 2. 1876.

haben, ich meine die von Bienenhonig schmarotzenden Meloiden-Larven (Meloe, Sitaris, Cantharis). Der Fall ist dadurch noch instructiver, als hier die sechsfüssige Larvenform noch nicht bis in die Eientwicklung zurückgerückt ist, sondern im ersten Stadium des Larvenlebens beibehalten wird. Erst im zweiten Larven-Stadium wird die Madenform angenommen, allerdings nicht so extrem ausgeprägt, wie bei Dipteren und Hymenopteren, da weder der Kopf, noch die Thorocalfüsse so vollständig reducirt werden, wie dort. Immerhin sind aber diese Theile in dem Umwandlungsprocess weit vorgeschritten.

Mir scheinen die »Maden« der Bienen und Fliegen ganz besonders lehrreich in Bezug auf die hier im Vordergrund stehende Frage von den Ursachen der Transmutation. Klarer als hier kann kaum je die Antwort von den Thatsachen ertheilt werden auf die Frage: was gibt den Anstoss zum Abändern, kommen die Abänderungsstösse von innen, oder von aussen? Wenn die Larven hier die Form ihrer Stammältern aufgegeben und einen weit abweichenden Bau angenommen haben, der nicht nur mit Reduction, sondern theilweise mit einer ganz wesentlichen und fremdartigen Neugestaltung (Schlundkopf der Musciden) verbunden ist und wenn diese Aenderung des Baues sich genau den jetzigen Lebensbedingungen angeschmiegt zeigt, so ist es schon schwierig, die Vorstellung beizubehalten, als beruhe diese Transmutation auf der Wirkung einer phyletischen Kraft. Dieselbe hätte vorhersehen müssen, dass grade zu dieser oder jener bestimmten Zeitperiode die Urahnen der Maden in Lebensbedingungen versetzt werden würden, welche es ihnen wünschenswerth machen musste, sich nach dem Maden-Typus hin umzugestalten. Wenn aber zugleich die Imagines sich ungleich weniger von den Imagines jener raupenähnlichen Larven entfernten und zwar wiederum im genauen Verhältniss der Abweichungen in den Lebensbedingungen, so sehe ich wenigstens nicht ein, wie man der Consequenz entgehen will, dass es die äussern Lebensbedingungen sind, welche die Transmutationen einleiten, die Abänderungs-Anstösse dem Organismus mittheilen. Mir ist es unfassbar, wie ein und dieselbe Lebenskraft in demselben Individuum das eine Stadium stark, das andere schwach zur Transmutation anregen soll und

noch dazu entsprechend den stärker oder schwächer abweichenden Lebensbedingungen, denen sich der Organismus in diesen beiden Stadien fügen soll. Gar nicht zu reden davon, dass durch solche ungleiche Abweichungen die Ausführung eines idealen Systems (Schöpfungsgedankens) verkümmert und verdreht wird.

Man kann auch nicht mit dem Einwurf antworten, dass es sich hier nur um Abänderung nebensächlicher, unbedeutender Verhältnisse handle, wohl nur um Verkümmerung einzelner Organe durch Nichtgebrauch u. s. w., kurz um Veränderungen, die als Wirkungen des Einflusses der Aussenwelt zugegeben werden.

Es handelt sich hier so wenig um eine blosse Verkümmerung von Organen durch Nichtgebrauch, als etwa bei den Cirripedien; die Um- und Neugestaltung des ganzen Körpers geht aber noch viel weiter, als bei jenen, wenn sie auch äusserlich nicht so auffällig ist. Wo finden wir sonst Insekten deren Kopf in die Leibeshöhle eingestülpt ist (Schlundkopf der Musciden), deren vorderster Leibesring, der physiologische Vertreter des Kopfes, lediglich aus den miteinander verschmolzenen Antennen und Maxillenpaaren besteht?

Der Incongruenzen in den Formverwandtschaften sind aber grade bei den Dipteren überaus zahlreiche und es würde eine besondere Abhandlung nöthig sein, um sie gründlich zu erörtern. Nur noch einen Fall möchte ich hier erwähnen, weil hier die Ungleichheit grade im entgegengesetzten Sinne sich zeigt.

Gerstäcker, gewiss ein gründlicher Kenner der Insekten, theilt die Zweiflügler in drei »Zünfte«, die Zunft der Diptera genuina, der Pupipara und der Aphaniptera. Die letztere, die Zunft der Flöhe, besitzt in ihren getrennten Brustringen, ihrer gegliederten Unterlippe so sehr von den eigentlichen Dipteren und auch von den Lausfliegen (Pupiparen) abweichende Charaktere, dass Latreille und die englischen Zoologen dieselben ganz von den Dipteren trennen und zu einer besondern Ordnung erheben. Wer nun auch diese Anordnung nicht billigt, sondern mit Gerstäcker die Flöhe den Dipteren zurechnet, wird doch immer zugeben, dass der morphologische Abstand zwischen

ihnen und den beiden andern Zünften weit grösser ist, als der zwischen diesen beiden selbst.

Nun besitzen aber die Larven der Flöhe vollkommen den Bau der Schnakenlarven, hornigen Kopf mit typischen Mundtheilen und Fühlern und fusslosen Leib aus 13 Ringen bestehend. Wären uns nur die Larven der Flöhe bekannt, wir würden sie den genuinen Dipteren einreihen und zwar der Unterordnung der Nemocera oder Schnaken. Züchteten wir sie zum ersten Mal, so würden wir erwarten, eine kleine Schnake aus der Puppe ausschlüpfen zu sehen.

Während also die Imagines der langhörnigen Schnaken und der Flöhe eine nur sehr ferne Formverwandtschaft besitzen, zeigen ihre Larven eine überaus nahe. Und sollte Jemand daran zweifeln, dass in diesem Falle nicht die Larve der stärker abgeänderte Theil ist, sondern die Imago? Und hat diese, der Floh, sich nicht an sehr weit von allen übrigen Dipteren abweichende Lebensverhältnisse angepasst, während seine Larve in dieser Hinsicht sich nicht von vielen andern Zweiflüglerlarven unterscheidet?

Wir haben also auch hier wieder einen Fall ungleicher, phyletischer Entwicklung vor uns, der sich in der ganz verschiednen Formverwandtschaft von Larven und Imagines kund gibt.

Somit ist es hier, wie bei den Schmetterlingen bald das Larven-, bald das Imago-Stadium, welches stärkere Umwandlungen erfahren hat, und wie dort, so wäre auch hier mit dem Einwand Nichts auszurichten, dass die phyletische Lebenskraft etwa in dem »höheren« Stadium der Imago stärker wirke und bedeutendere Differenzirungen hervorbringe, als in dem »niederen«, mehr »unentwickelten« Larvenstadium.

Wenn aber gefragt wird, ob auch hier die ungleiche phyletische Entwicklung auf ungleicher Anzahl von Abänderungsanstössen beruht, welche die beiden Stadien in gleichem Zeitraum getroffen haben, so muss dies entschieden verneint werden, vielmehr hat dieselbe hier, wie bei den höheren systematischen Gruppen der Schmetterlinge ihren Grund offenbar in dem ungleichen Werthe der von Abänderungen vorwiegend getroffenen Theile. Auf der einen Seite sind dies Theile von geringerer Bedeutung für den Gesammtbau, auf der andern solche von grösserer. So verhält es sich selbst noch in dem zuletzt angeführten Fall der Flöhe, wo zwar von

typischen Körpertheilen nur die Flügel rudimentär geworden, aber sowohl Fühler, als Mundtheile und Beine, ja selbst Gestalt und Verbindungsweise der Körperringe (freie Thoracalsegmente) sehr wesentliche Umgestaltungen erlitten haben müssen, während die Larve nur ganz unbedeutende Veränderungen durchgemacht haben kann, da sie jetzt noch in allen typischen Theilen mit den Schnakenlarven übereinstimmt.

Wenn also auch in diesen und ähnlichen Fällen sehr wohl eine grössere Zahl von Abänderungs-Anstössen auf der einen Seite eingetreten sein kann, als auf der andern, ja wenn höchst wahrscheinlich diese Anzahl nicht absolut gleich gewesen sein wird, so liegt doch die Haupt-Ursache der auffallenden Incongruenz nicht hierin, sondern vielmehr in der Stärke der Abänderungs-Anstösse, wenn es erlaubt ist, dieses Bild zu gebrauchen, oder genau ausgedrückt, in der Wichtigkeit der Theile, welche abändern und zugleich in dem Grade der Abänderung.

Grade hierin aber scheint mir ein nicht unbedeutendes, theoretisches Resultat verborgen zu liegen, welches sich wiederum gegen die Wirksamkeit einer phyletischen Kraft wendet.

Wenn sogenannte »typische Theile« eines Thierkörpers rein nur durch Einwirkung der Aussenwelt vollkommen verschwinden, und was noch mehr ist, so vollständig sich umändern können, dass etwas ganz Neues, wiederum Typisches (Musciden-Schlundkopf) daraus entstehen kann, ohne dass dadurch die typischen Theile des andern Stadiums derselben Individuen ebenfalls umgeprägt und in einen neuen Typus verwandelt werden, wie kann man dann noch einen Unterschied zwischen typischen und nicht-typischen Theilen in Bezug auf ihre Entstehung festhalten? Wenn aber ein Unterschied nur in Betracht ihrer physiologischen Bedeutung besteht d. h. ihrer Wichtigkeit für den Zusammenhalt des ganzen Organismus, für das Gleichgewicht der Gesammt-Organisation, in Bezug aber auf Abänderung nnd Wegfall genau dieselben Einflüsse massgebend scheinen, welche auch die sog. zufälligen und nebensächlichen Theile zum Abändern oder Schwinden bringen, wo bleibt dann noch ein Operationsfeld für die vorausgesetzte phyletische Kraft? Mit welchem Recht dürfen wir annehmen, dass die typischen Theile durch eine Lebenskraft

entstehen? Und doch ist grade dies das ultimum refugium Derjenigen, welche zugeben müssen, dass eine Menge von thierischen Theilen oder Charakteren durch den Einfluss der Aussenwelt verändert, beseitigt oder auch hervorgerufen werden.

IV. Zusammenfassung.

Die Frage, welche die Ueberschrift des zweiten Abschnittes stellte, musste in Verlauf der Untersuchung mit »Nein« beantwortet werden: Die Formverwandtschaft der Larven fällt durchaus nicht immer zusammen mit der Formverwandtschaft der Imagines oder was dasselbe sagt: ein System, welches lediglich auf die Morphologie der Larven gegründet ist, fällt nicht überall zusammen mit einem System, welches lediglich auf die Morphologie der Imagines sich stützt.

Zwei Arten von Incongruenz stellten sich heraus. Die erste besteht darin, dass verschieden grosse Abstände zwei systematische Gruppen bei Larven und bei Imagines trennen, während diese Gruppen selbst gleichen Umfang haben.

Die zweite Art besteht wesentlich darin, dass die beiden Stadien systematische Gruppen von verschiednem Umfange bilden und zwar entweder so, dass das eine Stadium zu Gruppen höherer Ordnung zusammentritt, als das andere, dass also ungleichwerthige Gruppen gebildet werden, oder aber so, dass beide zwar systematisch gleichwerthige Gruppen bilden, dass diese Gruppen sich aber in ihrem Umfange nicht völlig decken, dass die eine über die andere hinübergreift.

Sehr häufig verbindet sich diese zweite Art der Incongruenz mit der ersten, ja sie ist meistens die direkte Folge derselben.

Die Ursache der Incongruenzen wurde in ungleicher phyletischer Entwicklung gefunden und zwar entweder darin, dass das eine Stadium in demselben Zeitraum von einer grössern Zahl von Abänderungsstössen getroffen wurde, als das andere, oder dass diese Abänderungsanstösse der Stärke nach verschieden waren,

d. h. dass sie Theile von grösserer oder geringerer physiologischer Dignität, oder dass sie zwar gleichwerthige Theile, diese aber ungleich stark trafen.

In allen Fällen, in welchen tiefer greifende Form-Differenzen vorliegen, liess sich nachweisen, dass dieselben genau zusammentreffen mit Ungleichheiten in den Lebensbedingungen und zwar nach zweierlei Richtung, in Bezug auf Stärke und auf Umfang; mit ersterer stimmte der Grad der Formdifferenz, mit letzterer ihre Ausdehnung über eine kleinere oder grössere Gruppe von Arten.

Die verschiednen Formen der Incongruenz zeigten sich in folgender Weise.

1) Verschieden grosse Form-Abstände zwischen den Larven einerseits und den Imagines andrerseits. Unter den Lepidopteren fanden sie sich am häufigsten bei den Varietäten und Arten und dort konnten sie mit Evidenz darauf zurückgeführt werden, dass das eine Stadium entweder allein von abändernden Einflüssen getroffen worden war (Variation) oder doch vorwiegend (Arten). In letzterem Falle konnte mehrfach nachgewiesen werden, dass thatsächlich das eine Stadium (das der Raupe) auf einer älteren phyletischen Stufe zurückgeblieben war (Deilephila-Arten). Derartige, lediglich auf dem häufigeren Eintreffen von Abänderungs-Anstössen beruhende Incongruenzen können nur bei den kleineren Gruppen des Systems bemerkbar sein, bei den grösseren verschwinden sie dem vergleichenden Blick. Bei den höheren Gruppen können ungleiche Form-Abstände aber dadurch hervorgerufen werden, dass die Abänderungs-Anstösse Theile von ungleicher physiologischer und morphologischer Dignität treffen, oder aber gleichwerthige Theile in verschiednem Grade. Alle derartigen Wirkungen können sich aber erst nach langdauernder Summirung der Einzel-Abänderungen zeigen, das heisst nur bei solchen systematischen Gruppen, welche lange Zeiträume zu ihrer Bildung nöthig haben. Dadurch erklärt es sich vollkommen, dass wir die Incongruenzen des Form-Abstandes zuerst von der Varietät an bis zur Gattung hinauf stetig abnehmen sehen, dass sie dann aber von der Gattung aufwärts zur Familie, Familiengruppe und Unterordnung wieder zunehmen: die erstere, nach oben zu abnehmende Incongruenz beruht auf ungleicher Zahl, die letztere, nach

oben zunehmende beruht auf ungleicher Stärke der Abänderungs-Anstösse.

Fälle der zweiten Art finden sich unter den Lepidopteren sowohl in den Familien, als besonders in den Familiengruppen (Rhopalocera und Heterocera), noch auffälliger zeigen sie sich in den höheren systematischen Gruppen der Hymenopteren und Dipteren.

So weichen die raupenförmigen und die madenförmigen Larven der Hymenopteren weit stärker von einander ab, als die Imagines, da bei ihnen die typischen Theile einer gänzlichen Umgestaltung verfallen, während sie bei diesen nur in mässigen Grenzen abändern. Ebenso die Dipteren, deren schnakenförmige Larven ebenfalls weiter von den madenförmigen abstehen, als die Schnaken von den Fliegen. Umgekehrt ist der Abstand zwischen den Imagines der Flöhe und der Schnaken bedeutend grösser, als der zwischen ihren Larven, ja die Larven der Flöhe würden gradezu als Familie der Unterordnung der Schnakenlarven beigezählt werden müssen, wollte man ein Larvensystem durchführen. Daraus erhellt zugleich, dass diese ungleichen Abstände, wo sie bei höheren systematischen Gruppen vorkommen, immer zugleich die zweite Form der Incongruenz mit sich führen, diejenige der ungleichen systematischen Gruppenbildung.

Ueberall, wo solche ungleiche Abstände bei höheren Gruppen vorkommen, gehen sie genau parallel einer starken Abweichung der Lebensbedingungen. Differiren die Lebensbedingungen stärker auf der Larvenseite, so finden wir auch bei den Larven den Bau stärker abweichend, die Formverwandtschaft also entfernter (Pflanzen- und Stachelwespen, Schnaken und Fliegen), weichen dagegen die Lebensbedingungen stärker auf Seite der Imagines auseinander, so finden wir dort den grösseren morphologischen Abstand (Tagfalter und Nachtfalter, Schnaken und Flöhe).

2) Die zweite Hauptform der Incongruenz besteht darin, dass die Larven andere systematische Gruppen bilden, als die Imagines, wenn man sie ohne Rücksicht auf ihren genetischen Zusammenhang, blos nach ihrer Formverwandtschaft in Gruppen zusammenstellt. Diese Incongruenz zeigt sich wieder in der doppelten Weise der Bildung ungleichwerthiger

Gruppen und der Bildung gleichwerthiger, aber ungleich umfangreicher, also sich nicht vollkommen deckender, sondern übereinander greifender Gruppen.

Das Erstere kömmt vor als direkte Folge verschieden grosser Abstände. So würden die Larven der Flöhe wegen des geringen Form-Abstandes, der sie von den Larven der Schnaken trennt, nur den Rang einer Familie (der Schnakenlarven) beanspruchen können, während ihre Imagines durch so weiten Form-Abstand von den Schnaken-Imagines getrennt sind, dass sie mit Recht den Rang einer besondern Zunft erhalten haben.

Ganz ebenso lässt sich auch die Ungleichheit der niedersten Gruppen, der Varietäten, beurtheilen. Wenn die Raupen einer Art sich lokal in zwei Formen gespalten haben, die Falter aber nicht, so besitzt jede der beiden Raupenformen nur den systematischen Werth der Varietät, während die Falterform den Werth der Art hat.

Weniger einfach sind die Ursachen der Erscheinung, dass vom einen Stadium die niederen Gruppen zu einer höheren vereinigt und zusammengefasst werden, vom andern Stadium aber dieser höhere Rang (sit venia verbo!) nicht erreicht wird. Ganz besonders verwickelt erscheint ein solches Verhältniss dann, wenn nun eine noch höhere Gruppenbildung wieder bei beiden Stadien zur Ausführung gelangt!

So verhält es sich bei der Familiengruppe der Tagfalter (Rhopalocera), welche nur von den Faltern gebildet wird, während die Raupen nur Tagfalter-Familien bilden, beide aber dann doch wiederum zu der höchsten systematischen Gruppe, der der Lepidopteren sich vereinigen.

Auch in diesen Fällen entspricht die Differenz in dem Werthe der beiderseitig gebildeten systematischen Gruppen genau der Differenz in den Lebensbedingungen, dies tritt besonders dann sehr deutlich hervor, wenn jederseits mehrere Untergruppen vorhanden sind, wenn also nicht, wie bei den Flöhen nur eine Familie einerseits als Zunft andrerseits nur als Familie auftritt, sondern wenn, wie bei den Tagfaltern zahlreiche Familien einerseits zu der höheren Einheit der Unterordnung verbunden erscheinen (Falter), andrerseits zu einer höheren Gruppe desselben Umfanges nicht zusammentreten (Raupen). Grade in diesem Falle konnte

bestimmt nachgewiesen werden, dass die Zusammenfassung der Familien zu einer Gruppe höherer Ordnung, wie sie auf Seite der Falter vorliegt, genau in dem Umfange eingetreten ist, in welchem auch die Lebensbedingungen von denen andrer Falterfamilien abweichen. Die Gruppe der Tagfalter entspricht genau einem gleich grossen Kreis gleichförmiger Lebensbedingungen, während ein solcher gleichen Umfanges auf Seite der Raupen fehlt.

Die zweite Art ungleicher Gruppenbildung besteht darin, dass zwar gleichwerthige Gruppen von beiden Stadien gebildet werden, dass sie aber nicht gleichen Umfang besitzen, sondern übereinander greifen und sich theilweise decken.

Vor Allem tritt dies sehr klar bei der Ordnung der Hautflügler (Hymenoptera) hervor, bei welcher sowohl Larven als Imagines zwei morphologisch gut begrenzte Unterordnungen bilden, aber so, dass die eine Larvenform nicht nur die eine Unterordnung der Imagines ganz beherrscht, sondern noch über sie hinausgreift über einen grossen Theil der andern Imago-Unterordnung.

Grade hier ist wieder die Abhängigkeit dieser Erscheinung von den Einflüssen der Aussenwelt sehr deutlich, da sich nachweisen lässt (durch die Embryologie der Biene), dass die eine Larvenform, die madenförmige, trotz ihrer heute so stark abweichenden Bauverhältnisse aus der andern hervorgegangen ist und dass sie durch Anpassung an bestimmte, weit abweichende Lebensbedingungen entstanden sein muss.

Diese Form der Incongruenz ist stets verbunden mit ungleichen Abständen zwischen den beiden Stadien der einen systematischen Gruppe, in diesem Falle der Terebrantia. Die Larven dieser Imago-Gruppe besitzen theils Afterraupen- (Phytosphecces), theils Maden-Form (Entomosphecces) und weichen bedeutend stärker von einander ab, als die Pflanzenwespen von den Schlupfwespen. Die letzte Ursache der Incongruenz liegt also auch hier darin, dass das eine Stadium stärkere Abänderungen erfahren hat, als das andere, so dass hier eine tiefer gehende Spaltung der Gruppe entstanden ist, als dort.

In ähnlicher Weise mögen jene analogen Incongruenzen bei einzelnen Familien der Lepidopteren entstanden sein, die oben näher dargelegt wurden, nur dass wir bei diesen für jetzt noch

ausser Stande sind im Einzelnen den Nachweis zu liefern, dass der Bau der Raupen durch bestimmte, specielle äussere Lebensbedingungen stärker abänderte, als der der Falter.

Bei der kleinsten systematischen Gruppe, den Varietäten, gelingt dies wieder zum Theil, dort beruht die einseitige Abänderung theilweise auf direkter Einwirkung äusserer Einflüsse (Saison-Dimorphismus, klimatische Varietät), und es lässt sich nachweisen, dass diese Einflüsse (Temperatur) nur auf das eine Stadium einwirkten und demgemäss auch nur dieses zur Abänderung veranlassten, während das andere unverändert blieb.

So wäre denn zwar nicht für jeden einzelnen Fall, wohl aber für jede der verschiednen Arten von Incongruenz der Formverwandtschaft ein durchaus genauer und überall zutreffender Parallelismus mit Incongruenz der Lebensbedingungen nachgewiesen. Wo immer die Formen im einen Stadium stärker abweichen, als im andern, da finden sich auch stärker abweichende Lebensbedingungen, wo immer das morphologische System des einen Stadium nicht zusammenfällt mit dem des andern, sei es nach dem Umfang oder nach dem Werthe seiner Gruppen, da weichen auch die Lebensbedingungen dieses Stadiums entweder blos stärker oder zugleich noch in anderem Umfang von einander ab, wo immer vom einen Stadium eine morphologische Gruppe gebildet wird, die dem andern ganz fehlt, da finden sich auch allein bei diesem Stadium in einem bestimmten Umkreise gemeinsame Lebensbedingungen, die dem andern fehlen.

Der oben schon aufgestellte Satz, dass die Formabstände stets genau dem Abstand der Lebensweise entsprechen, hat demnach überall, wo wir es beurtheilen können, seine Bestätigung gefunden. Ungleiche Formabstände fallen genau zusammen mit ungleichem Abstand der Lebensbedingungen und Gemeinsamkeit der Form tritt genau in demselben Umfange auf, wie Gemeinsamkeit der Lebensbedingungen.

Ich darf deshalb wohl diese Untersuchungen mit dem Satze abschliessen: dass bei Typen gleicher Abstammung,

d. h. gleicher Blutsverwandtschaft der Grad der morphologischen Verwandtschaft genau dem Grade der Differenz in den beiderseitigen Lebensbedingungen entspricht.

Für die Frage nach den letzten Ursachen der Transmutationen ist aber dieses Ergebniss gewiss von der grössten Bedeutung.

Wohl ist der Zusammenhang von Bau und Function schon oft hervorgehoben worden, aber so lange es sich dabei nur um das Zusammenstimmen je einer Form und je einer Lebensweise handelte, konnte diese Harmonie immer noch als das Resultat einer zweckthätigen Kraft aufgefasst werden, wenn wir aber bei den metamorphischen Thierformen nicht nur ein doppeltes Zusammenstimmen von Bau und Function beobachten, sondern wenn wir wahrnehmen, dass die Umwandlung der Form in den beiden Hauptstadien der Entwicklung in ganz ungleich raschen, ungleich starken und in ungleichem Rhythmus erfolgenden Schritten vor sich geht, so müssen wir — wie mir wenigstens scheint — die Idee einer innern treibenden Umwandlungskraft aufgeben, wir müssen dies um so mehr, wenn durch die entgegengesetzte und gewiss sehr einfache Annahme, dass Umwandlungen ausschliesslich und nur als Reaction des Organismus auf die Einwirkungen der Aussenwelt erfolgen, alle Erscheinungen soweit befriedigend aufgeklärt werden, soweit die Kenntniss der Thatsachen heute reicht. Wir müssen eine treibende Umwandlungskraft, eine phyletische Lebenskraft aus dem doppelten Grunde aufgeben, weil sie nicht im Stande ist, die Erscheinungen (der Incongruenz und ungleichen phyletischen Entwicklung) zu erklären und weil sie zu ihrer Erklärung überflüssig ist.

Gegen die letztere Hälfte dieser Beweisführung könnte man höchstens das Eine geltend machen, dass die Erscheinungen der Transmutation in den hier analysirten Fällen nicht vollständig vorlägen. Insofern dies heissen soll, dass nicht die gesammte Lebewelt, Thier- und Pflanzenformen in den Bereich der Untersuchung gezogen wurden, ist es vollkommen richtig: es fragt sich, wieweit die auf einem kleinen Formengebiet gewonnenen Er-

gebnisse ausgedehnt werden dürfen. Auf diese Frage werde ich in der letzten Abhandlung zurückkommen.

Wenn aber damit gemeint werden soll, dass auf dem kleinen Gebiete der Untersuchung nur ein Theil der vorkommenden Umformungen wirklich analysirt worden sei, und zwar nur derjenige Theil, dessen Abhängigkeit von äussern Lebensbedingungen allgemein zugegeben werde, so möchte ich nicht versäumen, hier am Schlusse dieser Abhandlung nochmals darauf hinzuweisen, dass die nachgewiesenen Incongruenzen sich keineswegs nur auf jene mehr äusserlichen Charaktere beziehen, deren Umgestaltung entsprechend den äussern Lebensbedingungen allerdings am leichtesten zu erkennen und am schwierigsten in Abrede zu stellen ist, sondern dass in einzelnen Fällen (madenförmige Larven der Zweiflügler) grade die »typischen« Theile es sind, welche theils eingehen, theils aber zu einer ganz neuen Bildung zusammentreten. So entstehen hier aus den alten typischen Gliedmassen neue Bildungen, die ein volles Recht darauf haben, ebenfalls wieder als typisch betrachtet zu werden. Die Umwandlung ist nicht zu vergleichen mit der, welche der Ruderfuss der naupliusartigen Stammform eines Apus oder Branchipus durchmachte, als er sich in ein Kauwerkzeug (Mandibeln) umgestaltete, oder mit der Umwandlung, welche die vordern Extremitäten der reptilienartigen Ahnen der Vögel durchgemacht haben müssen. Die Umwandlung geht weiter, ist durchgreifender und ich lege grade deshalb einen grösseren Nachdruck auf dieselbe, weil sie eines der wenigen Beispiele ist, welche zeigen, dass typische Theile ganz ebenso abhängig sind von der Aussenwelt, als untypische; dass sie nicht nur in kleineren Modifikationen sich der Aussenwelt anzupassen im Stande sind, wie die Umwandlungen der Extremitäten bei Wirbelthieren und Krebsen in ausgiebigster Weise zeigen, sondern dass sie zu einem ganz neuen Typus gewissermassen umgeprägt werden können, dessen fertige Bildung in keiner Weise den Weg der Entstehung errathen lässt. Ich wiederhole was schon oben ausgesprochen wurde: In Bezug auf die Ursachen der Entstehung haben wir keinen Grund, zwischen typischen und untypischen Theilen einen Unterschied zu vermuthen.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass man zu ganz analogen, wenn auch weniger scharf ausgeprägten Resultaten gelangt, wenn man, anstatt die verschiednen Stadien einer systematischen Gruppe in ihrer phyletischen Entwicklung ins Auge zu fassen, die verschiednen gleichzeitig neben- und miteinander functionirenden Theile (Organe im weiteren Sinn des Organismus ins Auge fasst.

Es liesse sich leicht eine vollständige Parallele ziehen zwischen beiderlei Entwicklungserscheinungen. Denn dass auch die einzelnen Theile eines Organismus bis zu einem gewissen Grade selbstständig sind, dass ein jeder von ihnen selbstständig abändern kann, wenn er allein oder doch vorwiegend von einem Abänderungs-Anstoss getroffen wird, dass nicht alle andern Theile des Organismus ebenfalls Abänderungen eingehen müssen, oder doch wenigstens nicht in gleich hohem Grade, das lässt sich schon aus dem sehr verschiednen Werthe erschliessen, den der Systematiker auf dieses oder jenes Organ einer Thiergruppe in Bezug auf deren systematische Scheidung legt. Wichen alle Theile und Organe zweier Thiergruppen gleich stark voneinander ab, so würde der systematische Werth dieser Theile ganz gleich sein, wir würden z. B. zwei Gattungen aus der Familie der Mäuse eben so gut nach ihren Nieren, ihrer Leber, ihren Speicheldrüsen, dem histologischen Bau ihrer Haare, der histologischen Structur ihrer Muskeln oder auch nach den Unterschieden der Anordnung ihrer Muskulatur u. s. w. unterscheiden und charakterisiren können, als durch Gebiss, Zehenlänge u. s. w. Dies wäre nun freilich erst noch zu versuchen; aber es ist wohl mit Sicherheit vorauszusagen, dass es nicht gelingen würde. Nach allen heute vorliegenden Thatsachen zu urtheilen halten die einzelnen Theile und besonders die physiologisch zusammenwirkenden Theile, also die Organsysteme nicht gleichen Schritt bei den Veränderungen, welche die Art im Laufe der Zeit erleidet, vielmehr avancirt bald das eine, bald das andre Organsystem und die übrigen bleiben zurück.

Dies entspricht vollkommen dem oben erhaltenen Resultat von der nicht parallelen Entwicklung der selbstständig lebenden ontogenetischen Stadien. Wenn die Ungleichheit phyletischer Entwicklung dort schärfer ausgeprägt ist, als hier, so findet dies seine Erklärung in der ungleich stärkeren Correlation, welche

zwischen den einzelnen Organsystemen eines einzigen Organismus besteht, als zwischen den zwar auseinander hervorgehenden, aber dennoch beinah vollständig unabhängigen Stadien der Ontogenese. A priori hätte man zwar auch hier eine mächtige Correlation vermuthen können, aber thatsächlich besteht sie nicht, oder nur in einem sehr geringen Masse.

Ganz aber, wie bei den Stadien der Metamorphose die Ungleichheit phyletischer Entwicklung sich um so mehr verwischt, je entfernter stehende, umfassendere, oder, was dasselbe sagt, je länger bestehende Gruppen wir miteinander vergleichen, ganz ebenso verwischt sich der ungleiche Abstand der Organsysteme in dem Masse, als wir zu unserm Vergleich grössere Gruppen des Systems herbeiziehen.

Es ist nicht undenkbar, wenn freilich ein scharfer Beweis dafür noch nicht vorliegt, dass eine Varietät von der Stammart sich nur durch Abänderung eines einzigen Charakters unterschiede, z. B. nur in der Behaarung, Farbe oder Zeichnung und solche Fälle würden dann genau den oben angeführten Fällen entsprechen, in welchen nur die Raupe oder nur der Schmetterling eine Varietät bildet. Bei allen tiefer greifenden Abänderungen aber — wie sie z. B. den Unterschied zwischen zwei Arten bedingen — beschränken sich dieselben wohl niemals nur auf einen Charakter, sondern beziehen sich immer auf mehrere, und aus Darwin's Nachweisen über die Veränderungen, welche an dem Schädel von Kaninchen mit Hänge-Ohren allein in Folge des Herabhängens der Ohren eintreten, lässt sich dies durch Correlation erklären, auch wenn wir annehmen wollten, dass ursprünglich nur ein Organ von einem Abänderungs-Anstoss getroffen worden sei. Bei zwei benachbarten Arten aber weichen die verschiednen Theile noch in sehr verschiednem Grade voneinander ab. So sind mir zwei Arten einer Daphniden-Gattung bekannt, welche sich sehr nahe stehen, so dass sie nur bei genauer Vergleichung einzelner Theile sich mit Sicherheit unterscheiden lassen. Während aber die meisten äussern und innern Organe fast identisch sind, weichen die Samenzellen der Männchen auf das auffallendste voneinander ab, bei der einen Art gleichen sie in der Form einem australischen Wurfholz (Bomerang), bei der andern sind es kuglige Strahlenzellen! Einen analogen

Fall bilden die beiden lange Zeit hindurch miteinander verwechselten Arten: Daphnia Pulex und D. magna. Beinahe alle Körpertheile ähneln sich hier aufs Genaueste, aber die Riech-Fühler der Männchen weichen auf das auffallendste voneinander ab, wie Leydig zuerst völlig richtig angegeben hat.

Ebenso können wir auch bei Gattungen noch eine Incongruenz beobachten der Art, dass einzelne Theile des Körpers stärker, andere weniger stark von den entsprechenden einer benachbarten Gattung abweichen. Vergleichen wir z. B. eine Art der Daphniden-Gattung Sida mit einer Art der naheverwandten Gattung Daphnella, so finden wir zwar so ziemlich alle äussern und innern Organe einigermassen anders, aber doch einzelne von ihnen ganz besonders stark und ohne alle Frage weit stärker verändert, als die übrigen. So z. B. die Antennen und die männlichen Geschlechtsorgane. Bei Daphnella münden Letztere auf langen, stiefelförmigen Begattungsorganen, die an den Seiten des Hinterleibs hervortreten, bei Sida auf kleinen Papillen auf der Bauchseite dieses Körperabschnittes. Oder vergleichen wir die Gattung Daphnella mit der ebenfalls ganz nahe verwandten Gattung Latona, so gleicht wiederum kein Theil der einen Gattung vollkommen dem entsprechenden der andern, aber einzelne weichen stärker ab, als die andern, so z. B. die Ruderarme, welche bei Latona dreiästig sind, bei Daphnella, wie bei fast allen andern Daphniden nur zweiästig.

Schon bei den Familien wird es schwierig und unsicher, den Form-Abstand der Organsysteme und Körpertheile gegeneinander abzuschätzen, doch dürfte wohl behauptet werden dass die beiden Cladoceren-Familien der Polyphemiden und der Daphniden weit weniger im Bau ihrer Ruderarme voneinander abwichen, als in dem der meisten übrigen Theile, als z. B. im Bau des Kopfes, der Schale, der Füsse und des Hinterleibs. Bei noch höheren systematischen Gruppen, bei Ordnungen und noch mehr bei den verschiednen Klassen eines Thierkreises möchte man geneigt sein, alle Organsysteme in gleich durchgreifender Weise für abgeändert zu erklären. Doch lässt sich schliesslich nicht sagen, ob die Niere eines Vogels eben so stark von der Säugethierniere abweicht, wie die Feder von einem Säugethierhaar, da man die Unterschiede zwischen ganz heterogenen Dingen nicht abmessen

kann, es lässt sich nur sagen, dass beide stark abweichen. Die Thatsachen verhalten sich demnach auch hier nicht so, wie wir es erwarten müssten, wenn eine innere Entwicklungskraft die Transmutationem veranlasste; es findet nicht eine gleichmässige Umgestaltung sämmtlicher Theile statt, sondern es ändert zuerst ein einzelner Theil ab (Varietät), später noch andere (Art), und in dem Masse als der systematische Abstand zunimmt, zeigen sich immer mehr und mehr alle Theile von der Umwandlung betroffen und immer mehr erscheinen alle Theile in gleichem Grade verändert. Dies müsste sich aber genau so verhalten, wenn der Anstoss zum Abändern von der Aussenwelt ausginge. Auf doppelte Weise müsste die Ausgleichung der Abänderungs-Unterschiede allmälig herbeigeführt werden, einmal durch Correlation, indem beinahe jede primäre Abänderung eine oder mehrere sekundäre nach sich ziehen müsste, dann aber dadurch dass in dem Masse, als die Zeiträume wachsen, auch immer zahlreichere Körpertheile von primären Abänderungs-Anstössen getroffen werden müssen.

Es wäre eine verführerische Aufgabe, auch hier den Versuch zu machen, die Ungleichheit in der phyletischen Entwicklung auf ungleiche äussere Einflüsse zurückzuführen, nachzuweisen, dass die einzelnen Organsysteme in dem Masse sich umgewandelt haben, als sie von abweichenden äussern Lebensbedingungen beeinflusst wurden, dass dies aber während einer bestimmten Zeit öfter bei dem einen, als bei dem andern Organe der Fall war, kurz den Zusammenhang von Abänderungsursachen und Abänderungswirkungen klar zu legen.

Doch wäre die Unternehmung einer solchen Arbeit wohl noch bedeutend verfrüht, da die Physiologie noch lange nicht im Stande sein wird, den feinen Unterschieden nachzufolgen, welche die Morphologie aufweist, und da wir bis heute noch keinen hinreichenden Einblick in das innere Gefüge des Organismus haben, um aus einer gegebenen primären Abänderung bestimmte sekundäre a priori ableiten zu können. Solange dies aber nicht möglich ist, haben wir kein Mittel die correlativen Abänderungen von den sie hervorrufenden primären zu unterscheiden, wenn sie nicht vor unsern Augen entstanden sind.

III.

UEBER

DIE UMWANDLUNG DES MEXIKANISCHEN AXOLOTL

IN EIN

AMBLYSTOMA.

Seitdem durch Duméril zuerst die Umwandlung einer Anzahl von Axolotl in die sogenannte Amblystoma-Form bekannt geworden ist, hat man diesen mexikanischen Fischmolch an vielen Orten in Europa in Aquarien gezüchtet, hauptsächlich in der Absicht, die Bedingungen festzustellen, unter welchen jene Umwandlung eintritt und dann daraus weitere Schlüsse auf die eigentlichen Ursachen dieser ausnahmsweise eintretenden und gerade dadurch so räthselvollen Metamorphose zu ziehen.

Allein trotzdem die Thiere sich überall leicht und in Menge fortpflanzen liessen, blieben nicht nur die Fälle, in denen die Umwandlung eintrat, äusserst selten, sondern es gelang nicht einmal, die erste und vornehmlichste Frage zu beantworten, ob dieselbe durch äussere Verhältnisse hervorgerufen, oder durch rein innere Ursachen bedingt ist, geschweige dass etwa bestimmte äussere Einflüsse gefunden worden wären, durch deren Eintreten man die Metamorphose mit Sicherheit hätte herbeiführen können.

Ehe aber über diese Punkte nicht entschieden war, mussten alle versuchten theoretischen Deutungen und Verwerthungen der Erscheinung ohne festen Boden bleiben.

Mir schien nun von jeher grade diese Umwandlungsgeschichte des Axolotl in theoretischer Beziehung von ganz besonderem Werthe zu sein, ja ich glaubte, dass möglicherweise dieser eine specielle Fall im Stande sein könne, über die Richtigkeit der Grundprincipien zu entscheiden, nach welchen man sich in den beiden feindlichen Heerlagern der Transmutation und der heterogenen Zeugung die Entstehung der Arten vorstellt.

So beschloss ich, selbst Versuche mit dem Axolotl anzustellen, in der Hoffnung, dass es mir vielleicht glücken werde, hier einige Aufklärung zu schaffen.

Im Jahre 1872 hatte Herr v. Kölliker die Freundlichkeit mir fünf Exemplare seiner in Würzburg gezüchteten Axolotl zu überlassen, welche indessen erst im folgenden Jahre reichliche Brut lieferten. Ich verfolgte mit ihnen die Idee, es wird sich später zeigen, aus welchen theoretischen Erwägungen, ob es nicht möglich sei, alle Larven sammt und sonders, oder doch grossentheils zur Umwandlung zu zwingen, wenn man sie in Lebensverhältnisse bringe, die ihnen den Gebrauch der Kiemen erschwere, den der Lunge aber erleichtere, mit andern Worten, wenn man sie zwinge, von einer gewissen Altersstufe an halb auf dem Lande zu leben.

Indessen erreichte ich kein Resultat in diesem Jahre, die meisten Larven starben, ehe die Zeit zu solchen Versuchen gekommen schien und die wenigen Ueberlebenden wandelten sich nicht um, lebten noch bis ins nächste Frühjahr, um dann auch Einer nach der Andern zu sterben. Offenbar hatte ich ihnen, durch längere Abwesenheit von Freiburg, wie durch andre Arbeiten abgezogen, zu wenig Pflege und Aufmerksamkeit zu Theil werden lassen.

Ich gelangte damals schon zu der später nur noch mehr befestigten Ueberzeugung, dass man ohne die grösste Sorgfalt und Aufmerksamkeit in der Pflege zu keinem Resultat kommen kann; man muss geradezu alles Interesse auf dieses eine Ziel concentriren und es sich nicht verdriessen lassen, viele Monate lang täglich geraume Zeit dieser Zucht zu widmen. Dass ich dies selbst nicht ausführen konnte, ohne andre Arbeiten darüber aufzugeben war mir klar und so begrüsste ich es mit Freude, als sich die Gelegenheit bot, die Versuche von andrer Hand ausgeführt zu sehen.

Fräulein v. Chauvin, eine durch ihre schönen Beobachtungen an Phryganiden (leider noch nicht veröffentlicht!) mehreren Fachgenossen wohl bekannte Dame, erbot sich, eine Anzahl der eben dem Ei entschlüpften Larven des folgenden Jahres aufzuziehen und den Versuch zu machen, sie gewissermassen gewaltsam in den Amblystoma-Zustand überzuführen. Wie vollständig dies gelang, wird man aus den hier folgenden Aufzeichnungen der Dame selbst ersehen und nicht minder dass dieses Gelingen eben nur bei solcher Sorgfalt in der Behandlung und Feinheit in der Beobachtung möglich war, wie sie hier angewendet wurden.

Versuche.

»Mit 5 ungefähr 8 Tage alten Larven, die von den mir zugegangenen zwölfen allein am Leben geblieben waren, begann ich am zwölften Juni 1874 die Versuche. Bei der ausserordentlichen Zartheit dieser Thiere übt die Qualität und Temperatur des Wassers, die Art und Menge des gereichten Futters, namentlich in der ersten Zeit, den grössten Einfluss aus, so dass man nicht vorsichtig genug in deren Behandlung sein kann.

Die Thierchen wurden in einem Glasballon von etwa 30 Cent. Durchmesser gehalten, die Temperatur des Wassers geregelt und als Nahrung zuerst Daphnien, später auch grössere Wasserthiere in reichlicher Menge dargeboten. Dabei gediehen alle 5 Larven vortrefflich. Schon Ende Juni zeigten sich bei den kräftigsten Larven die Anfänge der Vorderbeine und am 9. Juli kamen auch die Hinterbeine zum Vorschein. Ausgangs November fiel mir auf, dass ein Axolotl — ich bezeichne ihn der Kürze halber mit I und werde dem entsprechend auch die übrigen mit fortlaufenden römischen Zahlen benennen — sich beständig an der Oberfläche des Wassers aufhielt, was mich auf die Vermuthung brachte, dass nunmehr der richtige Zeitpunkt eingetreten sei, ihn auf die Umwandlung zum Landsalamander vorzubereiten.

Zu diesem Ende wurde I am 1. December 1874 in ein bedeutend grösseres Glasgefäss mit flachen Boden gebracht, welches derart gestellt und mit Wasser gefüllt war, dass er nur an einer Stelle ganz unter Wasser tauchen konnte, während er bei dem häufigen Herumkriechen auf dem Boden des Gefässes überall anders mehr oder weniger mit der Luft in Berührung kam. An den folgenden Tagen wurde das Wasser allmälig noch mehr vermindert und in dieser Zeit zeigten sich die ersten Veränderungen an dem Thier: die Kiemen fingen an einzuschrumpfen. Gleichzeitig zeigte das Thier das Bestreben die seichten Stellen zu erreichen. Am 4. December begab es sich ganz und gar auf's Land und verkroch sich im feuchten Moos, das ich auf der höchsten Stelle des Bodens des Glasgefässes auf einer Sandschicht angebracht hatte. Zu dieser Zeit erfolgte die erste Häutung. Innerhalb der 4 Tage

vom 1. bis 4. December, ging eine auffallende Veränderung im Aeussern von I vor sich: die Kiemenquasten schrumpften fast ganz zusammen, der Kamm auf dem Rücken verschwand vollständig und der bis dahin breite Schwanz nahm eine runde dem Schwanze des Landsalamanders ähnliche Gestalt an. Die graubraune Körperfarbe verwandelte sich nach und nach in eine schwärzliche; vereinzelte, anfangs schwach gefärbte weisse Flecken traten hervor und gewannen mit der Zeit an Intensität.

Als am 4. December der Axolotl aus dem Wasser kroch, waren die Kiemenspalten noch geöffnet, schlossen sich allmälig und waren bereits nach etwa 8 Tagen nicht mehr zu sehen und mit einer Haut überwachsen.

Von den übrigen Larven zeigten sich schon Ende November (d. h. zu derselben Zeit, wo I an die Oberfläche des Wassers kam) noch drei ebenso kräftig entwickelt wie I, ein Hinweis, dass auch für sie der richtige Zeitpunkt für die Beschleunigung des Entwicklungs-Prozesses eingetreten sei. Sie wurden deshalb derselben Behandlung unterworfen. II verwandelte sich auch in der That gleichzeitig und genau wie I, er hatte noch vollkommene Kiemenquasten, als er in das flache Wasser gesetzt wurde, und schon nach 4 Tagen hatten sich dieselben fast vollständig zurückgebildet, er ging ans Land und dann folgte im Verlauf von etwa zehn Tagen die Ueberwachsung der Kiemenspalten und die vollständige Annahme der Salamanderform. Während dieser letzten Zeit nahm das Thier Nahrung zwar auf, aber nur, wenn man es dazu nöthigte.

Bei III und IV ging die Entwicklung langsamer von Statten. Beide suchten nicht so häufig die seichteren Stellen auf und setzten sich im Allgemeinen auch nicht so lange der Luft aus, so dass die grössere Hälfte des Januar verstrich, bis sie ganz ans Land gingen. Nichtsdestoweniger dauerte das Eintrocknen der Kiemenquasten nicht längere Zeit, als bei I und II, desgleichen erfolgte auch die erste Häutung, sobald sie aufs Land krochen.

V zeigte noch viel auffallendere Abweichungen bei der Verwandlung, wie III und IV.

Da dieses Individuum von Anfang an viel schwächlicher aussah, wie die andern und auch im Wachsthum auffallend zurückblieb, so konnte dies keineswegs überraschen. Es gebrauchte

14 Tage, statt 4, um die Verwandlung soweit durchzumachen, dass es das Wasser verlassen konnte. Von ganz besonderem Interesse war es, das Verhalten dieses Individuums während dieser Zeit zu verfolgen. Es war, bei seiner zarten und schwächlichen Natur selbstverständlich für alle äussern Einflüsse viel empfänglicher, wie die Andern. Wurde es der Luft zu lange ausgesetzt, so nahm es eine hellere Farbe an. Ausserdem gab es einen eigenthümlichen Geruch von sich, ähnlich dem, den Salamander verbreiten, wenn sie geängstigt oder gefährdet werden. Sobald diese Erscheinungen eintraten, wurde es gleich in tieferes Wasser gebracht, wo es sofort untertauchte und sich allmälig wieder erholte. Die Kiemen entfalteten sich dann immer wieder von Neuem. Dasselbe Experiment wurde wiederholt gemacht und war jedesmal von demselben Erfolge begleitet, woraus wohl geschlossen werden darf, dass durch die Ausübung eines zu energischen Zwanges mit Absicht auf die Beschleunigung des Umwandlungs-Prozesses ein Stillstand, und sogar bei fortgesetztem Zwange der Tod eintreten kann.

Von Axolotl V bleibt noch anzuführen, dass er nicht wie alle andern bei der ersten Häutung, sondern zur Zeit der 4. aus dem Wasser kroch.

Alle Axolotl sind heute (Juli 1875) noch am Leben und gesund und kräftig entwickelt, so dass von Seiten ihres Ernährungszustandes ihrer Fortpflanzung Nichts im Wege stünde. Der grösste unter den ersten Vieren hat eine Länge von 15 Cent., Axolotl V misst 12 Cent.

Aus dem Gesagten dürfte die Richtigkeit der Eingangs aufgestellten Ansicht erwiesen sein: Axolotl-Larven vollenden zum grössten Theil, wenn nicht alle, ihre Metamorphose, wenn sie erstens gesund aus dem Ei schlüpfen und richtig gefüttert und zweitens Einrichtungen getroffen werden, die sie vom Athmen unter dem Wasser zu dem Athmen über dem Wasser nöthigen. Selbstverständlich darf dieser Zwang nur ganz allmälig und in einer Weise ausgeübt werden, die die Lebenskraft des Thieres nicht über Gebühr in Anspruch nimmt.«

Ich bemerke zu den vorstehenden Aufzeichnungen Fräulein von Chauvin's, dass die Umwandlung in allen 5 Fällen eine vollständige war, nicht zu verwechseln mit der, welche alle in kleinen Glasgefässen gehaltenen Axolotl mit der Zeit mehr oder weniger eingehen. Es kommt hier nämlich häufig zu gewissen Abänderungen, welche auf die Amblystoma-Form abzuzielen scheinen, ohne dass aber dieselbe erreicht würde. Bei den fünf erwachsenen Axolotl, welche ich augenblicklich besitze und von denen zwei mindestens 4 Jahre alt sind, sind die Kiemen alle sehr zusammengeschrumpft, aber Ruderschwanz und Rückenkamm sind unverändert. Es kann aber auch der Kamm schwinden und der Schwanz sich verschmälern, ohne dass deshalb von einer Umwandlung zum Amblystoma die Rede sein könnte, wie weiter unten gezeigt werden soll.

Was die Dauer der Umwandlung betrifft, so betrug sie bei den Axolotl'n I—IV. im Ganzen 12—14 Tage. Davon kommen vier auf die ersten Veränderungen, während deren das Thier noch im Wasser bleibt, die übrige Zeit aber auf die Vollendung der Metamorphose auf dem Lande. Duméril gibt die Dauer der Metamorphose auf 16 Tage an.

Aus den mitgetheilten Versuchen scheint mir Folgendes besonders beachtenswerth: Die fünf Axolotl-Larven, welche allein in Betracht kommen können, da die andern früh starben, machten alle ohne Ausnahme die Metamorphose durch und wurden Amblystomen. Nur einer davon, No. I, zeigte durch anhaltendes Schwimmen an der Oberfläche, welches am Ende des sechsten Monats bemerkt wurde, eine entschiedene Hinneigung zur Metamorphose, eine Vorliebe für Lungenathmung. Von diesem Individuum darf deshalb wohl angenommen werden, dass es auch ohne künstliche Nachhülfe ans Land gekommen und die Umwandlung eingegangen wäre, ganz so wie dies in den etwa 30 Fällen, welche Duméril im Ganzen beobachtet hat, der Fall war.

Für No. II, III. und IV. dagegen ist eine solche Vermuthung wenig wahrscheinlich. Alle drei Larven suchten sich im tieferen Wasser zu halten, vermieden so lange es möglich war, die seichten Stellen, die sie zur blossen Lungenathmung zwangen, und gelangten so auch um mehr als einen Monat später erst zur Verwandlung.

Bei No. V. vollends kann es kaum zweifelhaft erscheinen, dass

es sich nicht umgewandelt haben würde, ohne die gewaltsame Gewöhnung an das Ausharren in der Luft.

Man darf aus diesen Ergebnissen wohl den Schluss ziehen, dass die meisten Axolotl-Larven sich in die Amblystoma-Form umwandeln, wenn sie im Alter von sechs bis neun Monaten in so seichtes Wasser gebracht werden, dass sie vorwiegend mit den Lungen athmen müssen. Die vorliegenden Versuche sind allerdings der Zahl nach sehr gering, aber ein solcher Schluss darf dennoch nicht voreilig genannt werden, wenn man bedenkt, dass Duméril unter vielen Hunderten (die Zahl ist nicht genau angegeben) von Axolotl'n nur einige dreissig Amblystomen erhielt, dass ebenfalls unter einigen hundert Axolotl'n v. Kölliker nur ein einziges Amblystoma züchtete.

Fraglich bleibt nur noch, ob jede Larve zur Metamorphose gezwungen werden kann, und diese Frage kann nur durch neue Versuche entschieden werden. Es war meine Absicht gewesen, die Veröffentlichung der mitgetheilten Versuche so lange zu verschieben, bis dieselben in grossem Massstabe von Fräulein von Chauvin wiederholt sein würden, da indessen meine Axolotl in diesem Jahre (1875) keine Brut geliefert haben, musste ich vorläufig darauf verzichten und konnte dies um so eher, als es für die theoretische Verwerthung der Thatsachen ziemlich irrelevant ist, ob alle, oder nur fast alle Axolotl zur Umwandlung sich zwingen lassen. Dagegen will ich nicht unterlassen zu erwähnen, dass der Conservator des hiesigen zoologischen Museums, Herr Gehrig, eine ziemliche Anzahl von Larven derselben Brut aufzog, mit welcher Fräulein v. Chauvin experimentirte, und dass von diesen Larven sechs den Winter überlebten, ohne die Metamorphose einzugehen. Sie wurden stets in tiefem Wasser gehalten und bildeten also den Gegenversuch zu dem oben mitgetheilten, sie beweisen, dass nicht etwa diese ganze Brut von vornherein die Neigung besass, die Metamorphose einzugehen.

Sollen nun die neuen Thatsachen verwerthet werden, um unsre Vorstellung von dem Wesen dieses ungewöhnlichen Umwandlungsprozesses zu klären, so müssen vor Allem die schon bekannten Daten zu Hülfe gezogen werden.

Zuerst ist festzustellen, dass Siredon mexicanus in seiner Heimath, soviel wir wissen, niemals die

Metamorphose eingeht. Man kennt ihn von dort nur in der Siredon-Form. Die Angaben, die ich darüber finde, rühren von de Saussure*) her, der selbst den Axolotl in den mexikanischen Seen beobachtet hat. Dieser Forscher hat niemals auch nur ein einziges Amblystoma in der Nähe der Seen gefunden und »doch ist die Larve (der Axolotl) dort so gemein, dass man sie zu Tausenden auf den Markt bringt«. De Saussure glaubt, dass der Axolotl sich in Mexiko nicht umwandelt.

Dasselbe gibt ganz bestimmt Cope**) an, von dessen in Amerika gezüchteten Individuen von Siredon mexicanus auch in Gefangenschaft keines »Neigung zeigte, sich zu metamorphosiren«. Dagegen sah Tegetmeier***) bei einem von fünf Individuen, die aus dem See von Mexiko stammten, die Verwandlung eintreten und es ist somit auch die zweite Thatsache festgestellt, dass auch der ächte und eigentliche Axolotl sich unter Umständen in der Gefangenschaft in ein Amblystoma verwandelt.

Diese Bemerkung würde überflüssig sein, wenn es sich so verhielte, wie man lange Zeit glaubte, dass nämlich die Pariser Axolotl deren Metamorphose zuerst beobachtet wurde und damals so grosses Aufsehen erregte, wirklich Siredon mexicanus wären, d. h. jener Siredon, der allein in seiner Heimath den Namen Axolotl führt.

In seiner ersten Mittheilung war Duméril selbst noch dieser Meinung; er nannte damals das Thier »Siredon mexicanus s. Humboldii«†), später aber in seiner ausführlichen Arbeit††) über die im Pflanzengarten beobachtete Umwandlung des Axolotl widerrief er diese Ansicht und kam nach einer kritischen Beleuchtung der fünf beschriebenen Siredon-Arten zu dem Schlusse, dass die Axolotl, welche das Pariser Museum besitzt, wahrscheinlich Siredon lichenoides Baird seien.

Somit bezögen sich alle die in Europa beobachteten Umwandlungen von Axolotl'n auf diese Art, denn — soviel mir wenigstens

*) Verhandl. Schweiz. naturforsch. Gesellschaft. Einsiedeln 1868.

**) Dana and Silliman Amer. Journ. 3 Series I. p. 89. Annals natur. hist. VII. p. 246.

***) Proceed. zoolog. soc. 1870 p. 160.

†) Compt. rend. Bd. 60, p. 765 (1865).

††) Nouvelles Archives du Museum d'hist. nat. Paris 1866, Bd. II. S. 268.

bekannt ist — sind sie alle Abkömmlinge der Pariser Kolonie. Auch meine Versuchsthiere stammen indirekt dorther.

Damit stimmt es nun freilich nicht, dass die Amblystoma-Form, welche Duméril von seinen Axolotl'n erhielt, am ersten noch mit der von Cope aufgestellten Art A. tigrinum stimmte, während wir durch Marsh*) erfahren, dass Siredon lichenoides Baird sich in Amblystoma mavortium Baird umwandelt, wenn es überhaupt die Metamorphose eingeht.

Marsh fand den Siredon lichenoides in alpinen Seen (7000′ über dem Meere) im Südwesten der Vereinigten Staaten (Wyoming Territory) und erhielt aus ihnen durch Züchtung in Aquarien das Amblystoma mavortium Baird. Er hält es indessen für zweifelhaft, ob das Thier auch in seiner Heimath die Umwandlung durchmacht, freilich ohne rechte Begründung und aus rein theoretischen Muthmassungen, weil nämlich nach seinem Ermessen »die kältere Temperatur dort weniger günstig sei«**).

Wenn ich die Richtigkeit dieser letzten Vermuthung bezweifle, so geschieht dies nur, weil das Amblystoma mavortium im Naturzustande in vielen Theilen der Vereinigten Staaten gefunden worden ist, nämlich in Californien, Neu-Mexiko, Texas, Kansas, Nebraska und Minnesotah. Es ist indessen keineswegs undenkbar, dass die Art grade in den Alpenseen, aus welchen sie Marsh erhielt, sich anders verhält in Bezug auf Metamorphose, als auf andern Wohngebieten, wie dies aus den weiter unten anzuführenden Beobachtungen über Triton hervorgehen wird.

Somit glaube ich einstweilen, ehe weitere Beobachtungen vorliegen, annehmen zu müssen, dass die Pariser Axolotl nicht Siredon lichenoides sind, sondern eine dieser Art sehr nahe verwandte, wahrscheinlich neue Art.

Darauf kommt indessen bei der Beurtheilung des Umwandlungsvorganges nicht viel an, wenn nur soviel feststeht, dass dieser Axolotl in seiner Heimath die Metamorphose nicht eingeht, oder doch nur ebenso ausnahmsweise, wie in Europa. Leider findet sich

---

*) Proceed. Boston Soc. Vol. XII. p. 97; Silliman Amer. Journ. Vol. 46, p. 364; ein Referat darüber in Troschel's Jahresbericht für 1868, S. 37.

**) Proceed. Boston Soc. XII. p. 97; Silliman Amer. Journ. 46, p. 364. Ich konnte diese Schrift nicht selbst einsehen und citire nach dem Referat in Troschel's Jahresbericht für 1868, p. 37.

in den Mittheilungen Duméril's nirgends eine genaue Angabe über den Fundort dieser aus »Mexiko« eingeführten Thiere; wahrscheinlich war dieser ihm selbst unbekannt, und so kann ich nur nach der Autorität von Cope anführen, dass noch nie ein Amblystoma aus den südlich von den Provinzen Tamaulipas und Chilhuahua d. h. also südlich vom Wendekreis gebracht worden ist*).

Das gibt indessen auch keine Sicherheit. Viel wichtiger ist die oben belegte Thatsache, dass der ächte Axolotl der Seen um die Stadt Mexiko sich dort niemals in eine Amblystoma verwandelt, dass aber auch diese Art in einzelnen Fällen in der Gefangenschaft die Metamorphose eingeht. Daraus nun und aus der Thatsache, dass auch der Pariser Axolotl sich nur in sehr kleinem Procentsatz in der Gefangenschaft umwandelt, darf geschlossen werden, dass auch er in seiner Heimath sich entweder gar nicht, oder nur sehr ausnahmsweise umwandelt.

Allein noch eine andre Reihe von Thatsachen kommt bei der Beurtheilung der Umwandlungsgeschichte sehr wesentlich in Betracht, ich meine die Existenz einer ziemlichen Anzahl von Amblystoma-Arten im Naturzustand. In der »Revision der Salamandriden-Gattungen«, welche Strauch**) vor einigen Jahren gegeben hat, werden nach dem Vorgange von Cope***) zwanzig in Nordamerika lebende Arten von Amblystoma Tschudi aufgeführt. Wenn nun auch einige dieser Arten nur auf je ein Exemplar basirt sind und deshalb, wie Strauch mit Recht meint, »wohl mit der Zeit eingezogen werden müssen«, so bleibt doch immerhin eine ganze Reihe von Arten übrig, welche sicher als Amblystomen leben und sich fortpflanzen und welche von der Breite von New-York an bis zur Breite von Neu-Mexiko hin ihren Wohnsitz haben. Es gibt also sicher Siredon-Arten, welche auch unter ihren natürlichen Lebensbedingungen regelmässig die Amblystoma-Form annehmen und sich in ihr fortpflanzen, während es andrerseits mindestens zwei Arten gibt, welche sich

*) Dana and Silliman's Amerik. Journ. 3 Series, I. p. 89; Annals of nat. hist. VII, p. 246.

**) Proceed. Acad. Philad. XIX. 1867, p. 166—209.

***) Mém. Acad. Petersb. Bd. 16.

unter ihren jetzigen natürlichen Lebensbedingungen nur als Siredon fortpflanzen. Es ist nur eine andre Ausdrucksweise für diese Thatsache, wenn man sagt: der mexikanische Axolotl sowie der Pariser Siredon, heisse nun dieser lichenoides oder anders, steht **auf niedrigerer phyletischer Entwicklungsstufe** als die übrigen Amblystoma-Arten, die sich in der Salamander-Form fortpflanzen. Dagegen kann Niemand Etwas einwenden, während der andre, von allen Autoren entweder ausgesprochene, oder stillschweigend vorausgesetzte Satz schon eine Theorie enthält, und zwar, wie ich glaube, eine unrichtige, der Satz: der mexikanische Axolotl ist auf niederer phyletischer Entwicklungsstufe **stehen geblieben.**

Alle Zoologen, die sich über die Umwandlung des Axolotl ausgesprochen haben und die nicht etwa wie ihr erster Beobachter noch in den Cuvier'schen Anschauungen von der Unveränderlichkeit der Species befangen sind, fassten den Vorgang so auf, als handle es sich dabei um eine Art, die bisher durch irgend welche besondere Verhältnisse auf niederer Entwicklungsstufe **zurückgeblieben** sei und **nun** durch irgendwelche Einflüsse zum **Fortschreiten** auf **eine höhere Stufe** augeregt worden sei.

Auch ich selbst habe lange Zeit nicht geglaubt, dass sich die Sache anders auffassen liesse, so wenig ich auch im Stande war, alle Erscheinungen mit dieser Auffassung in Einklang zu setzen. So äusserte ich mich noch im Jahre 1872 folgendermassen*): »Warum sollte nicht eine plötzliche Veränderung aller Lebensverhältnisse (Uebersiedlung von Mexiko nach Paris) eine **direkte** Einwirkung auf den Organismus des Axolotl gehabt haben, so dass er **plötzlich** eine höhere Entwicklungsstufe erreichte, die viele seiner Verwandten längst erreicht haben, die offenbar in der Natur seines Organismus liegt und die er selbst vielleicht auch in seinem Vaterland erreicht haben würde, wenn auch später? Oder wäre es undenkbar, dass bei der plötzlichen Versetzung aus 8000' über dem Meere (mexikanisches Hochland) in die Höhe von Paris grade die Respirationsorgane einen Anstoss zu der nahe liegenden Ab-

*) Ueber den Einfluss der Isolirung auf die Artbildung. Leipzig 1872. Seite 33.

änderung erhalten hätten? Somit haben wir es aller Wahrscheinlichkeit nach mit einer direkten Einwirkung veränderter Lebensbedingungen zu thun.

Dass der Inhalt des letzten Satzes auch heute noch festgehalten werden muss, versteht sich nach den oben mitgetheilten Versuchen von selbst, die ja gerade darthun, dass man durch Anwendung bestimmter äusserer Einflüsse es bis zu einem gewissen Grad in der Hand hat, die Umwandlung hervorzurufen. Gerade darin liegt das Neue, was diese Versuche gebracht haben.

Aber sind wir damit auch gezwungen, das Phänomen als in der oben bezeichneten Weise aufzufassen? d. h. als plötzlich eintretende gewissermassen mit einem Schlage erfolgende phyletische Weiterentwicklung der Art? Ich glaube nicht.

Was mich zuerst an dieser Auffassung irre machte, war der Anblick der lebenden aus meinen Axolotl-Larven erzogenen Amblystomen.

Diese Thiere zeigen nämlich keineswegs blos in einzelnen Charakteren eine Abweichung vom Axolotl, sondern sie unterscheiden sich von ihm schon in ihrem ganzen Habitus; sie differiren gewissermassen in allen Theilen, wenn auch in manchen schwächer, in andern stärker, kurz sie sind ganz andre Thiere geworden. Dem entsprechend leben sie auch ganz anders, gehen nicht mehr ins Wasser, sondern halten sich bei Tage gern im feuchten Moos ihres Zwingers versteckt, bei Nacht aber kommen sie hervor und suchen ihre Nahrung auf dem Trockenen.

Ich hätte nun zwar die grosse Verschiedenheit zwischen beiden Entwicklungsstufen schon aus den mir längst bekannten anatomischen Daten erkennen können, welche Duméril über den Bau seiner Amblystomen gegeben hat; allein das Zusammenlesen vieler Detailangaben gibt noch kein lebendiges Bild, jedenfalls brachte mir erst der Anblick des lebenden Thieres zum Bewusstsein, mit einer wie tief greifenden Umwandlung wir es hier zu thun haben, dass dieselbe keineswegs blos diejenigen Theile betrifft, welche direkt von der Veränderung der Lebensweise betroffen werden, wie die Kiemen, sondern dass die meisten, wenn nicht alle Theile des Thieres einer Umwandlung unterliegen, welche zwar sehr wohl theils als morphologische Anpassung an neue Lebens-

verhältnisse gedeutet werden kann, theils als Folgen dieser Anpassungen (correlative Abänderungen), ganz unmöglich aber in Bausch und Bogen als plötzlich eingetretene Wirkung dieser veränderten Lebensbedingungen.

So wenigstens nach meiner Anschauung, nach welcher eine sprungweise Entwicklung der Arten in der Weise, wie sie hier vor sich gegangen sein müsste, ganz undenkbar ist.

Ich darf wohl annehmen, dass es bisher den Meisten mit der Metamorphose des Axolotl ähnlich gegangen ist, wie mir selbst: es kam ihnen nicht zum Bewusstsein, wie weit die Umwandlung geht; und so mag es zu erklären sein, dass auch die theoretische Tragweite des Falles von keiner Seite recht betont wurde. Es ist aber offenbar ein Fall von ganz ungewöhnlicher principieller Bedeutung. Ich glaube, es lässt sich leicht zeigen, dass die bisher ziemlich allgemein angenommene Deutung der Umwandlungsgeschichte des Pariser Axolotl zugleich die Anerkennung eines sehr weit tragenden Princips in sich schliesst. Wenn nämlich diese Deutung die richtige wäre, dann wäre zugleich meines Erachtens, die Meinung derjenigen als richtig erwiesen, welche wie Kölliker, Askenasy, Nägeli und unter den Philosophen Hartmann und Huber die Umwandlung der Arten in erster Instanz auf eine den Organismen innewohnende Triebkraft zurückführen wollen, auf ein aktives, d. h. selbstthätiges »Entwicklungsgesetz«, eine phyletische Lebenskraft.

Wenn nämlich die zu Amblystomen gewordenen Axolotl als Individuen aufzufassen sind, welche angeregt durch äussere Einflüsse der phyletischen Entwicklung der übrigen Individuen voran geeilt sind. dann kann dieser Fortschritt nur auf Rechnung einer phyletischen Lebenskraft gesetzt werden, denn die Umwandlung ist eine plötzliche, sie lässt keine Zeit zu allmäliger Anpassung im Laufe von Generationen. Indirekter Einfluss der äussern Lebensverhältnisse d. h. Naturzüchtung ist demnach von vorne herein ausgeschlossen, direkter Einfluss der veränderten Lebensverhältnisse reicht aber bei Weitem nicht aus zur Erklärung der totalen Umwandlung des gesammten Baues, wie ich sie vorhin schon angedeutet habe und jetzt näher ausführen will.

Die Unterschiede zwischen dem Pariser Axolotl und seinem

Amblystoma sind nach Duméril, Kölliker und meinen eignen Beobachtungen die folgenden:

1) Die Kiemen verschwinden, die Kiemenspalten schliessen sich und von den Kiemenbogen bleibt nur der vorderste bestehen, die hinteren verschwinden. Zugleich verändert sich das Os hyoideum (Duméril).

2) Der Rückenkamm verschwindet vollständig (Duméril).

3) Der Ruderschwanz wandelt sich in einen salamander-ähnlichen Schwanz um (Duméril), der indessen nicht wie dort drehrund, sondern etwas von der Seite her zusammengedrückt ist. (Weismann.)

4) Die Haut bekommt gelblich weisse, unregelmässig an den Seiten und dem Rücken vertheilte Flecke, (Duméril) während zugleich ihre früher grauschwarze Grundfarbe sich in ein glänzendes Grünschwarz umwandelt (Weismann); daneben verliert sich die schleimige Hautsecretion und die Hautdrüsen werden undeutlich (Kölliker).

5) Die Augen werden vorstehend und die Pupillen eng (Kölliker) und es bilden sich Augenlider, welche das Auge vollständig schliessen können, während beim Axolotl nur eine schmale Ringfalte das Auge umgibt, so dass dasselbe nicht geschlossen werden kann (Weismann).

6) Die Zehen verschmälern sich und verlieren ihre hautartigen Anhänge (Kölliker), oder genauer die halben Schwimmhäute, welche das proximale Ende der Zehen an allen Füssen verbindet (Weismann).

7) Die Gaumenzähne stehen bei diesem, wie bei allen Amblystomen in einer Querreihe, während sie beim Axolotl ähnlich wie bei den Triton-Larven an der Seite des Gaumengewölbes stehen in Gestalt eines bogenförmig gekrümmten, mit mehrfacher Zahnreihe besetzten Bandes*) (Duméril siehe dessen Abbildung a. a. O. S. 279).

---

*) Duméril lässt die Zähne des Vomer von denen des Os palatinum durch eine Lücke getrennt sein. Wahrscheinlich war dieselbe eine künstliche, da Gegenbaur (Friedrich und Gegenbaur, der Schädel des Axolotl, Würzburg 1849) den Zahnstreifen ohne Unterbrechung von einem auf den andern Knochen übergehend abgebildet. Ebenso verhält es sich bei den Axolotl'n, welche ich darauf untersuchen konnte; übrigens ist diese kleine Differenz in der hier behandelten Frage ganz gleichgültig.

8) Beim Axolotl trägt der Unterkiefer ausser den Zähnen auf dem oberen Rand des Knochens noch »de très-petites dents disposées sur plusieurs rangs«; diese letzteren schwinden nach der Metamorphose (Duméril). Ich füge hinzu, dass die bleibenden Zähne dem Os dentale des Unterkiefers angehören, die vergänglichen dem Os operculare*).

9) Die hintere Fläche der Wirbelkörper ist leicht ausgehöhlt vor wie nach der Umwandlung; die vordere aber ist beim Amblystoma weniger concav, als beim Siredon (Duméril).

Die unter 7 und 9 angeführten Angaben Duméril's habe ich bis jetzt noch nicht constatiren können, da ich keines meiner lebenden Amblystomen nur deshalb tödten wollte, um die Angaben eines Forschers zu bestätigen, dem man darin gewiss vollständiges Vertrauen schenken darf. Ebenso habe ich die Umwandlung der Kiemenbogen noch nicht nachgesehen, alle übrigen von Kölliker oder Duméril gegebnen Daten kann ich vollkommen bestätigen.

Die Unterschiede im Bau, welche zwischen Axolotl und Amblystoma bestehen, sind bedeutend grössere und gewichtigere, als sie zwischen benachbarten Gattungen, ja grösser als sie zwischen den Familien der Urodelen sich finden. Die Gattung Siredon gehört ohne allen Zweifel zu einer andern Unterordnung, als die Gattung Amblystoma, in welche sie sich gelegentlich umwandelt. Strauch, der neueste Systematiker dieser Gruppe, unterscheidet die Unterordnung der Salamandrida von der der Ichthyodea durch den Besitz von Augenlidern und durch die Stellung der Gaumenzähne in einfacher Reihe am hintern Rand des Gaumenbeins, während bei den Ichthyodea die Lider fehlen und die Gaumenzähne entweder am »Vorderrand des Gaumenbeins stehen«, oder »als bürstenförmige Haufen die ganze Oberfläche der Gaumenplatten bedecken«.

Wie wäre es nun möglich, derartige weit auseinander stehende anatomische Charaktere als Umwandlungen zu betrachten, die durch einmalige Einwirkung abweichender Lebensbedingungen plötzlich hervorgerufen worden wären?

---

*) Siehe O. Hertwig „Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle". Arch. f. microsc. Anat. Bd. XI. Supplementheft. 1874.

Und mit dem Ausfall der alten und der Entstehung neuer Gaumenzähne geht Hand in Hand eine Veränderung im anatomischen Bau der Wirbelsäule und — wie wir aus Kölliker's ganz richtiger Bemerkung über das Aufhören der schleimigen Hautsekretion schliessen dürfen — in dem histologischen Bau der Haut vor sich!

Wer wollte es unternehmen, alle diese tiefgreifenden Veränderungen als direkte und plötzliche Wirkung irgend welcher einmal einwirkenden äussern Einflüsse zu erklären? Und wenn selbst Jemand Neigung hätte, dieselben etwa als Folgen des Wegfalls der Kiemen, demnach als correlative Abänderungen zu deuten, was wäre eine solche Correlation anders, als die umgetaufte phyletische Lebenskraft?

Denn wenn von einer durch direkten Einfluss äusserer Agentien gesetzten Abänderung aus der ganze Körper sich durch Correlation in ein paar Tagen grade so in allen seinen Theilen umwandeln kann, wie es für die neuen Lebensbedingungen, in denen er von nun an leben soll, am angemessensten erscheint, dann ist das Wort »Correlation« nur noch eine Phrase, durch die Nichts erklärt, wohl aber der Versuch einer besseren Erklärung verhindert wird! Dann ist es vorzuziehen, wenn man sich einfach zu dem Glauben an eine phyletische Lebenskraft bekennt.

Es ist übrigens gar nicht statthaft eine derartige Erklärung auch nur versuchen zu wollen, denn wir kennen ja Urodelen, welche in erwachsenem Zustand keine Kiemen haben und dennoch alle übrigen Merkmale der Ichthyodea besitzen: Mangel der Augenlider charakteristischer Typus der Gaumenzähne und des Zungenbeinapparates; so die Gattungen Amphiuma L., Menopoma Harl. und Cryptobranchus v. d. Hoev. Die beiden ersten Gattungen besitzen bekanntlich noch Kiemenspalten, Cryptobranchus dagegen hat sogar auch die Kiemenspalten verloren, die bei ihm ganz wie bei Amblystoma von der Haut überwachsen sind, und dennoch ist er nach dem übereinstimmenden Zeugniss aller Systematiker ein ächter Fischmolch nach Habitus, Zungenbeinapparat, Gaumenzähnen*) u. s. w. Es kommt noch dazu, dass auch der

*) Siehe Strauch a. a. O. S. 10.

Axolotl selbst die Kiemen verlieren kann, ohne deshalb schon sich in ein Amblystoma umzuwandeln. Ich habe oben erwähnt, dass bei Axolotl'n, die in flachem und luftarmem Wasser gehalten werden, häufig die Kiemen sich verkleinern, es kommt aber auch vor, dass sie ganz zusammenschrumpfen. Ich besitze einen in Spiritus konservirten Axolotl, bei welchem die Kiemen bis auf kleine unregelmässige Höcker zusammengeschrumpft sind, zugleich fehlt der Rückenkamm so vollständig, dass sogar an seiner Stelle eine Längsfurche entstanden ist, und auch am Schwanz ist der Hauptsaum am untern Rand vollständig, am oberen etwa zur Hälfte geschwunden. Trotzdem ist das Thier vom Bau des Amblystoma weit entfernt, es besitzt den Kiemenbogenapparat, die Gaumenzähne, die Haut u. s. w. des Axolotl.

Dies beweist also, dass der Wegfall der Kiemen keineswegs immer alle die andern Umwälzungen nach sich ziehen muss, welche wir bei der Metamorphose des Axolotl vor sich gehen sehen, dass diese also keineswegs die nothwendig und unmittelbar eintretende Folge jenes Wegfalls sind.

Ob sie nach langen Generationsfolgen eintreten müssen, ob auch die Nachkommen von Cryptobranchus dereinst Salamandridenbau annehmen werden, das ist eine andre Frage, die ich nicht geradezu verneinen möchte, die aber hier gar nicht in Betracht kommt, wo es sich nur um eine etwaige plötzliche Folge des Kiemenwegfalls handelt.

Die Frage scheint mir demnach so zu liegen: Entweder ist unsre bisherige Auffassung der Umwandlungsgeschichte des Axolotl als einer Weiterentwicklung der Art unrichtig, oder die Existenz einer phyletischen Lebenskraft ist eben durch den Fall vom Axolotl unwiderleglich bewiesen.

Es fragt sich nun, ob das Thatsächliche dieser Umwandlungsgeschichte nicht auch einer andern Deutung fähig ist?

Ich glaube, dass dies allerdings möglich ist und dass sich eine andre Deutung sogar mit einem ziemlichen Grad von Wahrscheinlichkeit als die richtige erweisen lässt.

Ich halte diejenigen Amblystomen, welche sich in der Gefangenschaft aus Siredon mexicanus

(s. pisciformis) sowie aus dem Pariser Axolotl, in einzelnen Fällen entwickelt haben, nicht für Fortschritts-, sondern für Rückschlagsformen, ich glaube, dass die Axolotl, welche heute die Seeen von Mexiko bevölkern eine geologische (oder besser zoologische) Epoche früher bereits Amblystomen waren, dass sie aber durch Veränderungen in ihren Lebensbedingungen wieder auf die frühere Stufe der Perennibranchiaten zurückgesunken sind.

Ohne Zweifel bin ich zu dieser Auffassung zuerst durch die Resultate geführt worden, welche sich mir aus meinen Studien über den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge ergeben hatten*).

Auch dort handelt es sich um zwei verschiedene Gestalten, unter welchen ein und dieselbe Art auftritt und von welchen sich als wahrscheinlich nachweisen lässt, dass die eine die phyletisch ältere, die andere die jüngere ist. Die jüngere Sommerform ist nach meiner Anschauung durch allmälige Erwärmung des Klima's aus der in einer früheren zoologischen Epoche allein vorhandenen Winterform hervorgegangen, aber diese, die primäre Form, hat darum nicht aufgehört zu existiren, sondern wechselt heute noch in jedem Jahre als Winterform mit der sekundären, der Sommerform, ab.

Es gelingt nun bei den saison-dimorphen Schmetterlingen leicht, die Sommerbrut dazu zu bewegen, die Winterform anzunehmen und zwar dadurch, dass man ihre Puppen längere Zeit einer niederen Temperatur aussetzt, und es lässt sich in hohem Grade wahrscheinlich machen, dass diese plötzlich eingetretene, oft sehr weit gehende Abänderung oder Umwandlung nur scheinbar plötzlich entsteht und nur scheinbar die Folge einer einmaligen, nur bei dieser Generation einwirkenden Kälte ist, dass sie vielmehr in Wahrheit auf Rückschlag zur primären Form der Art beruht, dass somit die einmal eintretende Kälte nur der Anstoss zum Rückschlag, nicht aber die wahre Ursache der Umwandlung ist. Diese muss vielmehr in der langdauernden Einwirkung der Kälte gesucht werden, welcher Tausende von Generationen der

*) Siehe: diese Studien. I. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig 1875.

Vorfahren unsrer heute lebenden Schmetterlinge unterworfen waren und deren Endresultat eben die Winterform war.

Nehmen wir nun einen Augenblick an, meine eben gegebene Deutung der Umwandlungsgeschichte des Axolotl sei richtig, so hätten wir hier Verhältnisse, die denen des Saison-Dimorphismus in mancher Beziehung analog wären. Zwar wechseln hier nicht mehr beide Formen regelmässig miteinander ab, aber die primäre Form kann gelegentlich und zwar durch Anstoss äusserer Verhältnisse an Stelle der sekundären auftreten.

Wie es dort gelingt die Sommerbrut durch Einwirkung von Kälte zum Aufgeben der Sommerform und zur Annahme des Winterkleides zu bewegen, so gelingt es hier, die Axolotl durch Nöthigung zur Luftathmung auf einer gewissen Altersstufe in den Amblystoma-Zustand überzuführen und weiter: wie beim Saison-Dimorphismus es sich nachweisen lässt, dass diese künstlich hervorgerufene Umwandlung nur scheinbar eine plötzliche Neugestaltung ist, in Wahrheit aber ein Rückschlag auf die viel ältere Winterform, so hätten wir es auch hier nicht mit einer wirklichen Neugestaltung der Art zu thun, sondern nur mit einer scheinbaren, einem Rückschlag auf die phyletisch ältere Form der Art.

Das klingt nun freilich sehr paradox, insofern hier eine Form durch Rückschlag entstanden sein soll, welche doch als die höher entwickelte unzweifelhaft gelten muss. Ich glaube aber, dass bei näherer Betrachtung sich viel von dem Paradoxen verlieren wird, was in dieser Auffassung zu liegen scheint.

Vor Allem ist zu bedenken, dass die phyletische Entwicklung der Arten keineswegs immer grade vorwärts gegangen zu sein braucht. Wir haben ja Beispiele genug von Rückentwicklung, wenn auch in ziemlich anderem Sinne, so bei Parasiten und bei solchen Formen, welche von freier Ortsbewegung zur sedentären Lebensweise herabgesunken sind. Ich verkenne nicht den Unterschied, welcher zwischen dieser Art der Rückentwicklung durch Verkümmerung bestimmter Organe und Organsysteme und zwischen förmlichem Rückschlag besteht. Letzterer ist die Rückkehr zu einer schon einmal dagewesenen Thierform, im ersteren Falle aber wird trotz aller Vereinfachung der Organisation doch immer etwas ganz Neues gebildet. Ich vermag aber

nichts principiell Ungereimtes in der Annahme zu sehen, dass auch ein förmlicher Rückschlag, sei es einer ganzen Art, oder doch der Artgenossen eines bestimmten Wohngebietes als möglich gedacht wird und ein weiteres Zugeständniss verlange ich vorläufig nicht. Warum sollte es z. B. so ganz undenkbar sein, dass der Axolotl schon in einer längst entschwundenen Zeit sich dem Landleben angepasst, dass er allmälig durch direkte und indirekte Wirkung veränderter Lebensbedingungen die Salamanderform sich erworben hatte, später aber bei von Neuem eintretenden, seiner augenblicklichen Organisation ungünstigen Veränderungen der Lebensverhältnisse wieder in die alte oder doch eine ihr nahestehende Form zurückgefallen ist?

Jedenfalls enthält eine solche Annahme Nichts, was mit bekannten Thatsachen in Widerspruch stünde, dann aber lässt sie sich in mehrfacher Weise stützen und schliesslich empfiehlt sie sich dadurch, dass sie — nach meiner Ansicht wenigstens — die einzige annehmbare Erklärung der vorliegenden Thatsachen liefert.

Die oben erwähnte Existenz einer ganzen Reihe von Amblystoma-Arten beweist einmal, dass Siredon-Arten sich zur Salamanderform aufschwingen und in dieser sich regelmässig fortpflanzen können und ferner: dass dieser phyletische Fortschritt bei vielen Arten thatsächlich bereits stattgefunden hat.

Dass aber auch ein Zurücksinken von dieser höhern Entwicklungsstufe auf die niedere eintreten kann, das beweisen mehrfache Beobachtungen an unsern Wassersalamandern.

Es ist bekannt, dass Tritonen unter Umständen — wie man sich gewöhnlich ausdrückt — »im Larvenzustand geschlechtsreif« werden.

Im Jahre 1864 fand de Filippi*) in einem Sumpf am Lago maggiore fünfzig Tritonen, von denen nur zwei den Bau des ausgewachsenen Wassersalamanders aufwiesen, alle übrigen aber ihre Kiemen noch besassen, dennoch aber in Körpergrösse und Entwicklung der Geschlechtsorgane mit reifen Thieren übereinstimmten und zwar in beiden Geschlechtern.

Filippi stellte fest, dass diese »geschlechtsreifen Larven«

*) Sulla larva del Triton alpestris. Archivio per la Zoologia. Torino, 1861.

nicht blos äusserlich durch den Besitz von Kiemen Larven glichen, sondern dass sie auch alle übrigen anatomischen Merkmale der Larven darboten d. h. die charakteristischen, zu beiden Seiten stehenden Haufen von Gaumenzähnen an Stelle der späteren einfachen Reihe und eine Wirbelsäule, welche noch in ihrer ganzen Länge von der Chorda dorsalis durchzogen ist.

Nach meiner Auffassung würde dies ein Fall von Rückschlag des Triton auf die zunächst hinter ihm liegende phyletische Stufe, die Perennibranchiatenstufe sein, und in diesem Falle werden wohl die meisten Zoologen, welche überhaupt auf dem Boden der Descendenztheorie stehen, meiner Auffassung beipflichten. Ich wenigstens würde es für ein nutzloses Wortspiel halten, wollte man hier von Larvenfortpflanzung sprechen und glauben Etwas damit erklärt zu haben. Allerdings wird das Thier in demselben Zustande geschlechtsreif, in welchem es als Larve zuerst auftritt, aber eine Einsicht in das Wesen dieses Vorgangs erhalten wir erst durch die Erwägung, dass diese sogenannte »geschlechtsreife Larve« genau den Bau besitzt, welchen das vorhergehende phyletische Stadium der Art besessen haben muss, dass somit ein Rückschlag des Individuums auf das ältere phyletische Stadium der Art vorliegt. Ich halte es für irrig, wenn Duméril diesen Fall vom Triton in Parallele stellt mit der ächten Larvenfortpflanzung der Wagner'schen Cecidomyienlarven. Dort ist es gewiss nicht Rückschlag auf ein älteres, phyletisches Stadium, was die Larven fortpflanzungsfähig macht, denn diese Larven stellen eben überhaupt kein älteres phyletisches Stadium der Art dar, sondern müssen gleichzeitig mit dieser entstanden sein. Die ungeheure Differenz im Bau der Larve und der Fliege erklärt sich nicht daraus, dass Letztere nachträglich aus Ersterer als einer fertigen, gegebenen Grösse entstanden ist, sondern daraus, dass beide gleichzeitig sich an immer weiter auseinander weichende Lebensbedingungen angepasst haben*). Phyletisch betrachtet sind diese Larven durchaus kein nothwendiger Durchgangspunkt für die Entstehung der Fliege. Sie könnten auch ganz anders gebaut sein, ohne dass die

*) Vergl. auch Lubbock: On the Origin and Metamorphoses of Insects. London 1874.

Gestalt der Fliege dadurch ebenfalls verändert worden zu sein brauchte, denn die Stadien der Insektenmetamorphose verändern sich unabhängig voneinander, entsprechend den Lebensbedingungen, welchen sie unterworfen sind, und üben aufeinander gar keinen, oder doch nur einen sehr geringen formbestimmenden Einfluss aus, wie oben in der zweiten Abhandlung ausführlich dargelegt wurde. Jedenfalls ist »die Fähigkeit dieser Larven (der Cecidomyien), sich ungeschlechtlich zu vermehren, erst sekundär erworben worden, wie schon daraus hervorgeht, dass es zahlreiche Arten derselben Mückengattung gibt, welche nicht »ammen«. »In der Gestalt, welche sie heute besitzen, können sie niemals die Rolle des Endstadiums der Ontogenese gespielt, können also auch nicht etwa früher die Fähigkeit geschlechtlicher Fortpflanzung besessen haben« *). Kurz, wir haben es hier mit ächter Larvenfortpflanzung zu thun, bei den Tritonen aber mit Rückschlag auf ein älteres phyletisches Stadium.

Auch mit meinem Freunde Haeckel kann ich nicht einverstanden sein, wenn er gelegentlich den Rückschlag der Tritonen als »Anpassung« an das reine Wasserleben bezeichnet**). Man würde hier doch nur dann von »Anpassung« reden können, wenn man das Wort in einer ganz andern Bedeutung nimmt, als in der, in welcher es Darwin und Wallace in die Wissenschaft eingeführt haben. Jene Forscher bezeichneten damit eine allmälige im Laufe von Generationen eintretende Umbildung des Körpers, entsprechend den neuen Erfordernissen neuer Lebensbedingungen, mit andern Worten: die Wirkung der Naturzüchtung, nicht aber die Folge einer einmalig und bei einer Generation plötzlich und direkt wirkenden Abänderungs-Ursache.

Gerade weil das Wort »Anpassung« dem gewöhnlichen Sprachgebrauch nach sich in gar mancherlei Sinn verwenden lässt, wäre es wünschenswerth dasselbe nur in einem genau präcisirten Sinne zu nehmen, vor Allem nicht da von Anpassung zu reden, wo gar keine morphologische Aenderung vorliegt, sondern nur eine Art von Functionswechsel im Sinne Dohrn's***). So z. B. wenn

---

*) Siehe meine Schrift „Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge", Leipzig 1875, S. 60.

**) Siehe Haeckels Anthropogenie S. 449.

***) Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig 1875.

Forel*) nachweist, dass Süsswasser-Lungenschnecken, deren Organisation auf direktes Athmen der Luft berechnet ist, dennoch auch in den grössten Tiefen der Alpenseen sich ansiedeln konnten, indem sie ihre Lungen wieder als Kiemen verwendeten. Dass hierbei nicht die geringste Veränderung an den Lungen stattgefunden hat, beweisen die Beobachtungen von Siebold's**), der Pulmonaten flacher Gewässer abwechselnd ihre Lungen zu direkter Luftathmung und zur Wasserathmung verwenden sah, je nachdem der Luftgehalt des Wassers ein geringer oder ein bedeutender war. Wollte man mit von Siebold auf solche Fälle das Wort »Anpassung« schlechthin anwenden, so verlöre dasselbe den speciellen Sinn, der ursprünglich mit ihm gemeint war, als Terminus technicus müsste man das Wort aufgeben; doch liesse sich etwa von physiologischer Anpassung reden.

Jedenfalls liegt bei den fortpflanzungsfähigen Tritonen-»Larven« sowenig ein Fall von ächter Anpassung vor, als bei dem ausnahmsweise sich zum Amblystoma umwandelnden Axolotl. In beiden Fällen ist auch die betreffende Umwandlung durchaus nicht unerlässlich für das Leben des Individuums. Reife (kiemenlose) Tritonen dauern, wie ich sehe, viele Monate, wahrscheinlich auch Jahre lang in tiefem Wasser aus, obgleich sie auf reine Lungenathmung angewiesen sind, und Axolotl können, wie ich oben bereits anführte, ganz wohl Jahre lang in seichtem und luftarmen Wasser aushalten. Wenn ihre Kiemen dabei schrumpfen, ja völlig verschwinden können, so ist auch dies nicht Anpassung im Darwin'schen Sinne, sondern Folge direkt wirkender äusserer Einflüsse, hauptsächlich wohl des verminderten Gebrauchs.

Ein dem Filippi'schen Falle ganz analoger wurde 1869 von Jullien beobachtet. Vier in einem Sumpfe gefischte weibliche Larven von Lissotriton punctatus Bell (Synonym für Triton taeniatus Schnd.) erwiesen sich als geschlechtsreif. Sie enthielten in ihren Ovarien reife, zum Ablegen fertige Eier und zwei davon legten auch wirklich die Eier ab. Vier männliche Larven, welche in demselben Sumpfe gefangen waren, zeigten sich zwar in Bezug

*) Bull. Soc. Neuchâtel. Bd. VIII, p. 192, ein Referat darüber in Troschel's Jahresbericht für 1869.

**) Sitzungsberichte d. math. phys. Klasse der Akad. d. Wiss. zu München 1875. Heft 1.

auf Körpergrösse ebenso entwickelt, enthielten aber in den Hoden keine Samenfäden, sondern nur »Samen-Mutterzellen«*).

Einen dritten derartigen Fall finde ich von Leydig in seinem an interessantem Detail reichen Aufsatz »über die Molche der württembergischen Fauna« angeführt**). Schreibers, der ehemalige Direktor des Wiener Naturalienkabinets, fand ebenfalls »Larven« von Triton mit sehr entwickelten Kiemen, aber von der Körpergrösse »ausgewachsener, mannbarer Individuen«, und — wie die anatomische Untersuchung lehrte — mit sehr »entwickelten Geschlechtsorganen«, zumal mit von Eiern strotzenden Ovarien.

So steht es also fest, dass Arten, welche die Salamandriden-Stufe in der phyletischen Entwicklung längst erreicht, gelegentlich auf die Perennibranchiaten-Stufe zurücksinken können. Offenbar lässt diese Thatsache meine Auffassung der Axolotl als Rückschlagsformen viel weniger paradox erscheinen, ja die Rückschlag-Fälle von Triton sind geradezu Analoga des Vorgangs, den ich für die Axolotl supponire.

Wir brauchen nur an die Stelle der Tritonen Amblystomen zu setzen und uns den Sumpf, in welchem de Filippi seine »geschlechtsreifen Tritonenlarven« fand, zum See von Mexiko erweitert, sowie die unbekannten und hier vielleicht vorübergehenden Ursachen des Rückschlags als dauernde zu denken, so haben wir Alles, was zur Herstellung der Axolotl, so wie wir sie heute kennen nothwendig ist, wir erhalten eine Perennibranchiaten-Bevölkerung des Sees.

Es ist noch nicht einmal ausgemacht, ob in jenem Sumpfe de Filippi's nicht etwa wirklich andauernd die Perennibranchiaten-Form des Triton vorherrscht, denn meines Wissens ist derselbe seither nicht wieder daraufhin untersucht worden.

Nehmen wir aber einmal für einen Augenblick an, es verhielte sich wirklich so, es lebte dort eine Kolonie geschlechtlich sich fortpflanzender Perennibranchiaten-Tritonen, würden wir uns wundern, wenn aus deren Brut gelegentlich auch einmal ein ächter Triton hervorginge, wenn es uns gelänge die meisten Individuen dieser Brut durch Versetzung in flaches Wasser zur Metamorphose in

---

*) Comp. rend. T. 68, p. 938 u. 939.
**) Archiv f. Naturgeschichte 1867.

Tritonen zu bewegen? Ganz so verhält es sich aber nach meiner Anschauung bei dem Axolotl von Mexiko.

Ich brauche mich aber nicht darauf zu beschränken meine Hypothese zu stützen, sondern muss auch direkt die Haltbarkeit der bisher angenommenen bestreiten, denn sie steht in Widerspruch mit Thatsachen.

Läge beim Axolotl wirklich eine plötzlich eingetretene phyletische Fortentwicklung vor, dann bliebe eine Thatsache völlig unverständlich, nämlich die Sterilität der Amblystomen.

Von den etwa dreissig Amblystomen, welche Duméril bis zum Jahre 1870 erhalten hatte, war bei keinem Einzigen volle Geschlechtsreife eingetreten, weder Paarung noch auch blosse Eiablage war vorgekommen und die anatomisch untersuchten Individuen zeigten die Eier unreif und die Spermatozoiden zwar vorhanden, aber ohne die allen Salamandriden zukommende undulirende Membran, zwar nicht ohne alle Beweglichkeit, aber wie Quatrefages feststellte, nur »unvollkommen beweglich«*).

Auch die fünf Amblystomen, über welche ich hier berichtete, zeigten bis jetzt noch keinerlei Fortpflanzungserscheinungen.

Es ist offenbar ein sehr wenig stichhaltiger Einwand, wenn Sacc**) die Sterilität der aus Axolotlen erzogenen Amblystomen von »schlechter Ernährung« herleitet. Warum pflanzen sich denn die Axolotl so leicht fort, die doch ganz gleich ernährt werden? Ich kann auch noch ausdrücklich versichern, dass meine Amblystomen ganz vortrefflich ernährt sind. Allerdings haben dieselben jetzt kaum das Alter von 2 Jahren erreicht, allein die Axolotl pflanzen sich im zweiten Jahre bereits fort und die Duméril'schen Amblystomen waren 1870 zum Theil schon 5 Jahre alt.

Die Thatsache der Sterilität steht in grellem Widerspruch mit der Auffassung, als seien diese Amblystomen die regulären Vorposten der sich phyletisch weiter entwickelnden Gattung Siredon ***).

---

*) Compt. rend. V. 70, 1870.

**) Bull. Soc. Neuchâtel. Bd. VIII. S. 192; ein Referat darüber in Troschel's Jahresbericht für 1869.

***) Neuerdings theilt Blanchard in den Compt. rend. (1876, No. 13, p. 716) mit, dass „das Amblystoma von Mexiko, die ausgewachsene Form der Axolotl zum ersten Mal in der Menagerie des Museums Eier gelegt hat“. Leider sind die thatsächlichen Angaben dieser Notiz so ungenau und so tendentiös gefärbt, dass es unmöglich ist, irgend welche Schlüsse daraus zu ziehen. Weder

Ich will zwar keineswegs behaupten, dass meine Rückschlagstheorie die Sterilität wirklich erklären könne, aber sie steht doch wenigstens nicht geradezu in Widerspruch mit ihr. Blosse Rückschlagsformen können zu Grunde gehen, ohne sich fortzupflanzen, die durch das Wirken einer phyletischen Lebenskraft hervorgerufene neue Form aber darf keine sterile sein, weil dies den »Zweck« den die Lebenskraft verfolgt, gradezu wieder aufhebt. Der Begriff der Lebenskraft aber schliesst den der Teleologie ein.

Uebrigens lässt sich die Sterilität der Amblystomen von unserm Standpunkt aus wenn nicht vollkommen verstehen, so doch als eine nicht ganz isolirt stehende Erscheinung nachweisen. In dem oben angeführten Falle von Lissotriton punctatus wurden allerdings die weiblichen »Larven« geschlechtsreif und legten Eier, die männlichen aber enthielten zu derselben Zeit keine ausgebildeten Spermatozoiden im Hoden!

Andre derartige Fälle sind mir nicht bekannt; zur Zeit, als ich meine oben erwähnten Versuche mit Schmetterlingen anstellte, lag

---

ist gesagt, ob ein oder mehrere Weibchen Eier legten — was doch vorab von der allergrössten Wichtigkeit gewesen wäre —, noch wird mitgetheilt, ob Begattung vorausgegangen, oder ob die gelegten Eier irgend welche Zeichen embryonaler Entwicklung erkennen liessen; Herr Blanchard hat nur die Ueberzeugung, dass „die Larven nicht zögern werden auszuschlüpfen"! „Seit mehr als 10 Jahren zeigten diese Thiere keine Fähigkeit zur Fortpflanzung" und nachdem jetzt vielleicht ein einziges Weibchen Eier gelegt hat, nimmt man dies ohne Weiteres schon für eine „Fortpflanzung des Amblystoma" und erklärt emphatisch „von heute ab haben wir den Beweis, dass der Batrachier, der zuerst Axolotl, dann Amblystoma ist, sich in keiner Weise von der Kategorie vieler kaltblütiger Thiere unterscheidet, welche „étant capables de se reproduire dans un âge peu avancé ne cessent pas néansmoins d'être féconds lorsqu'ils sont complètement adultes (!)". Nach Herrn Blanchard ist also nun Alles wieder in Ordnung und der unbequeme Fall vom Axolotl ist glücklich aus der Welt geschafft! Ist das etwa die „Naturforschung Cuvier's und Newton's", welche auch bei uns den „Darwinianern" als Muster vorgehalten wird? Vor Allem wäre doch wohl abzuwarten, ob die Eier sich entwickeln. Sollte dieser Fall eintreten, so wäre damit immer erst bewiesen, dass einzelne Amblystomen sich fortpflanzen und diese Thatsache würde Nichts daran ändern, dass die überwiegende Majorität der Individuen steril ist. Oder betrachtet Herr Blanchard die Maulthiere als eine fruchtbare Thierform, weil gelegentlich einzelne Fälle von Fortpflanzung bei ihnen vorkommen? Die Sterilität der Amblystomen bleibt also vorläufig unverändert bestehen und verlangt eine Erklärung; die nachfolgenden Betrachtungen werden durch die sehr wenig „exakte" Mittheilung in der französischen Akademie durchaus nicht verändert.

mir dieser Gesichtspunkt noch fern, und so habe ich versäumt die künstlich erzeugten Rückschlagsformen auf die Entwicklung ihrer Generationsorgane zu untersuchen. Aber auch allgemeine Erwägungen führen zu der Vermuthung, dass atavistische Formen leicht steril bleiben können.

Darwin*) findet die nächsten Ursachen der Sterilität einmal in der Einwirkung weit abweichender Lebensverhältnisse, und zweitens in der Kreuzung von Individuen mit weit abweichender Constitution. Abweichende Lebensverhältnisse sind es nun allerdings, welche die Metamorphose des Axolotl einleiten und von diesem Gesichtspunkt aus würde es nicht überraschen können, wenn wir diejenigen Individuen steril finden, welche durch diese veränderten Lebensbedingungen grade dadurch als besonders betroffen sich erweisen, dass sie in die Salamanderform zurückschlagen.

Damit ist noch keineswegs gesagt, dass Rückschlag immer und ausnahmslos von Sterilität begleitet wird und man kann meiner Deutung der Axolotl-Metamorphose nicht einwerfen, dass durch Rückschlag niemals eine fortpflanzungsfähige Kolonie des Axolotl habe entstehen können. Im Gegentheil beweisen die Eierablegenden weiblichen Tritonen-Larven Jullien's gradezu, dass auch beim Rückschlag die Fähigkeit zur Fortpflanzung vollständig erhalten bleiben kann**). Aus den erwähnten allgemeinen Ursachen der Sterilität lässt sich aber sogar ableiten, dass dabei die Fruchtbarkeit in verschiednem Grade verloren gehen kann und weiter lässt sich bis zu einem gewissen Punkt verstehen, warum dieselbe beim Rückschlag in die Amblystoma-Form vollständiger verloren geht, als beim Rückschlag des Triton in die Perennibranchiaten-Form.

Wenn nämlich in diesen Fällen der Rückschlag durch Veränderung der Lebensbedingungen hervorgerufen wird, so darf man

*) Origin of Species, 5th Edition, p. 325.

**) Auch bei Pflanzen zeigen Rückschlagsformen Sterilität in verschiednem Grade; Herr Darwin macht mich auf die Thatsache aufmerksam, dass die pelorischen (symmetrischen) Blüthen, welche als atavistische Formen gelegentlich bei Corydalis solida vorkommen, zwar theilweise steril sind, theilweise aber fruchtbar. Dass bei andern Sterilitäts-Ursachen, vor Allem bei Bastardirungen die Fortpflanzungsfähigkeit in den allerverschiedensten Graden verloren geht, ist schon seit den berühmten Beobachtungen von Kölreuter und Gärtner bekannt.

vielleicht vermuthen, dass auch die Grösse dieser Veränderung den Grad von Fruchtbarkeit mitbestimmen wird, den die atavistische Form beibehalten kann; noch mehr wird aber derselbe beeinflusst werden durch die Grösse des morphologischen Sprunges, der mit dem Rückschlag gemacht wird.

Wir wissen, dass die Vermengung sehr abweichender Constitutionen (z. B. bei Kreuzung verschiedner Arten) Sterilität hervorruft. Etwas Aehnliches geht wohl auch beim plötzlichen Rückschlag auf eine im ganzen Bau sehr abweichende Entwicklungsstufe vor sich. Auch hier findet gewissermassen die Vereinigung zweier sehr verschiedner Constitutionen in einem Individuum statt, eine Art von Kreuzung.

Unter diesem Gesichtspunkt lässt es sich einigermassen verstehen, warum Sterilität eine Folge des Rückschlags sein kann, dagegen erhalten wir damit noch keinen Aufschluss, warum bei gleicher Weite des morphologischen Sprunges dennoch in dem einen Fall völlige Sterilität, im andern relative Fruchtbarkeit eintritt. Die Grösse des morphologischen Abstandes ist genau dieselbe zwischen Axolotl und Amblystoma, wie zwischen Triton und seiner »geschlechtsreifen Larve«, die Verschiedenheit zwischen beiden Rückschlagsfällen liegt lediglich in der Richtung des Sprunges, der im ersten Fall grade in umgekehrter Richtung gemacht wird, als im zweiten.

Grade darin möchte ich den Grund der verschieden starken Affection des Fortpflanzungsvermögens suchen; nicht in der Richtung des Sprunges an und für sich, wohl aber in den Verschiedenheiten der Ontogenese, welche eben durch die Verschiedenheit der Sprungrichtung bedingt sind.

Der Rückschlag des Triton auf ein älteres phyletisches Stadium fällt zusammen mit dem Stehenbleiben auf einem jüngeren ontogenetischen Stadium, oder mit andern Worten: das ältere Stadium der Phylogenese, auf welches der Rückschlag stattfindet, ist vollständig noch in der Ontogenese eines jeden Individuums enthalten. Jeder Triton ist eine geraume Zeit seines Lebens hindurch Perennibranchiate; das zurückschlagende Individuum schlägt einfach dadurch auf die ältere, phyletische Stufe zurück,

dass es auf der Larvenstufe seiner individuellen Entwicklung stehen bleibt.

Ganz anders bei dem Rückschlag des Axolotl in die schon früher einmal erreichte, aber längst wieder aufgegebene Amblystoma-Form! Diese ist in der Ontogenese des Axolotl nicht enthalten, sondern ist vollständig ausgefallen; seit einer langen Reihe von Generationen — so müssen wir annehmen — ist die Ontogenese immer nur bis zur Perennibranchiaten-Form gelangt. Wenn nun jetzt einzelne Individuen zum Rückschlag in die Amblystoma-Form veranlasst werden, so wird damit allerdings in morphologischer Beziehung kein grösserer Sprung gemacht, als beim Rückschlag des Triton zur Perennibranchiaten-Form, aber es liegt darin zugleich noch ein Sprung in andrer Beziehung, ein Sprung nämlich über eine lange Reihe von Generationen hinweg, zurück zu einer Thierform, welche die Art seit langer Zeit nicht mehr hervorgebracht hat, welche ihr gewissermassen fremd geworden ist. Wir hätten also auch hier das Aufpfropfen einer weit abweichenden Constitution auf die des Axolotl, oder — wenn man lieber will — die Vermengung zweier weit abweichender Constitutionen.

Natürlich bin ich weit entfernt, diese »Erklärung« für eine exacte ausgeben zu wollen, sie ist nichts weiter, als ein Versuch, das Moment zu bezeichnen, in welchem die Ursache der verschieden starken Affection des Fortpflanzungsvermögens zu suchen sein wird. Tiefer einzudringen und speciell nachzuweisen, auf welche Weise dieses Moment seine Wirkung zu Stande bringt, muss einer späteren Zeit vorbehalten bleiben. Für jetzt muss es genügen, darauf hingewiesen zu haben, dass überhaupt zwischen beiden Arten des Rückschlags ein wesentlicher Unterschied besteht, sowie einigermassen verständlich gemacht zu haben, dass dieser Unterschied das ausschlaggebende Moment in Betreff der Sterilitätsfrage sein kann. Vielleicht wird sich das hier verborgene Gesetz dereinst so formuliren lassen: Atavistische Individuen verlieren die Fähigkeit der Fortpflanzung um so vollständiger, je länger die Generationsfolge ihrer Vorfahren ist, deren Ontogenese die phyletisch ältere Stufe, auf welche der Rückschlag erfolgt ist, nicht mehr enthielt.

Bietet sonach unsere Hypothese, welche die Umwandlung des Axolotl als Rückschlag deutet, zugleich die Möglichkeit, die Sterilität der auf diese Weise entstandnen Amblystomen verstehen zu lernen, so ist im Gegentheil für die Anhänger einer phyletischen Lebenskraft die beobachtete Sterilität der Amblystomen nicht nur »un véritable énigme scientifique«, wie Duméril sich ausdrückt, sondern geradezu ein Paradoxon. Von einem solchen zweckthätigen, treibenden Princip, sollte erwartet werden dürfen, dass es lebensfähige, nicht dass es dem Aussterben verfallene Neubildungen hervorbringe, und dies nun so mehr, wenn es sich dabei um eine Combination von Struktureigenthümlichkeiten handelt, welche sich, wenn sie auf andre Weise entsteht (nämlich aus andern Siredon-Arten) bereits längst als lebens- und fortpflanzungsfähig erwiesen hat. Wir kennen ja Amblystoma-Arten, die als solche sich fortpflanzen und von denen jede aus einer Axolotl-artigen Larve hervorgeht. Man kann also die sterilen Amblystomen, welche der Pariser Axolotl hervorbringt, nicht etwa als einen verfehlten Versuch der Lebenskraft deuten, eine Deutung, die freilich an und für sich schon abenteuerlich genug wäre!

Wenn nun aber gefragt wird, welche Veränderung der Lebensbedingungen es etwa gewesen sein könne, die das Amblystoma im See von Mexiko*) wieder in die Siredonform zurückschlagen liess, so kann ich darauf freilich nur mit Vermuthungen antworten, die nur einen bedingten Werth beanspruchen können, so lange sie sich nicht auf eine genauere Kenntniss der dortigen Verhältnisse und der Lebensgewohnheiten der Axolotl wie der Amblystomen stützen können.

Im Allgemeinen lässt sich vermuthen, dass dieselben äussern Einflüsse den Rückschlag bedingen, welche früher die Bildung der Perennibranchiaten-Stufe hervorriefen.

Für diese Vermuthung sprechen einmal die hier mitgetheilten Versuche, denn offenbar ist es der Reiz der Luftathmung, welcher die jungen Axolotl zum Rückschlag in die Amblystomaform veranlasst, d. h. derjenige Reiz, unter dessen dominirendem Einfluss die Amblystomaform entstanden sein muss.

---

*) Da wir die Herkunft der „Pariser Axolotl" nicht kennen, so muss ich mich in Folgendem auf den Siredon mexicanus Shaw beschränken

Dann aber verhält es sich ganz ähnlich bei den saison-dimorphen Schmetterlingen. Dort wird Rückschlag der Sommerbrut in die Winterform am leichtesten durch Einwirkung von Kälte hervorgerufen, d. h durch diejenigen Einflüsse, unter deren Herrschaft sich die Winterform entwickelt hat.

Wir wissen allerdings, dass Rückschlag auch durch Kreuzung von Racen und Arten entstehen kann, und ich suchte zu zeigen, dass Rückschlag bei Schmetterlingen auch durch andere Einflüsse als Kälte hervorgerufen werden kann, allein die nächstliegende Vermuthung bleibt doch offenbar die, der Rückschlag sei veranlasst worden durch Andauern derselben Einflüsse, welche die Perennibranchiatenform gewissermassen geschaffen hat. Dass diese sich unter dem Einfluss des Wasserlebens gebildet hat, leidet keinen Zweifel, und so geht meine Vermuthung dahin, das hypothetische Amblystoma mexicanum, die supponirte Stammform der heutigen Axolotl des Seees von Mexiko, möchte dadurch zum Rückschlag in die Perennibranchiatenform veranlasst worden sein, dass ihm die Möglichkeit, ans Land zu gehen entzogen und er zum Verharren im Wasser gezwungen worden sei.

Ich will übrigens nicht von vornherein jede andre Meinung zurückweisen. Es ist sehr wohl zu unterscheiden zwischen den blossen Reizen, welche plötzlichen Rückschlag zu erzeugen im Stande sind und zwischen wirklichen Abänderungs-Ursachen, welche direkt oder indirekt die Umprägung einer Art zur Folge haben. So wäre es a priori nicht undenkbar, dass Rückschlag durch Einwirkung eines Reizes einträfe, der mit der Entstehung der phyletisch älteren Form nichts zu thun hat. Gewiss hat die Temperatur keinen, oder nur einen sehr geringen Antheil an der Bildung der Perennibranchiatenform gehabt, aber dennoch könnte an und für sich ganz wohl Kälte einer der Reize sein, welche dereinst das Amblystoma in die Siredonform zurückzuschlagen veranlassten und man könnte de Saussure nicht von vornherein Unrecht geben, wenn er die Ansicht äussert, die niedrige Temperatur des mexikanischen Winters möchte die Umwandlung (des Axolotl's in das Amblystoma) verhindern, die dann »in dem heissen Zimmer der Reptilien« im Jardin des Plantes von Paris vor sich gegangen sei. Er stützt seine Ansicht damit, dass »Tschudi das

Amblystoma« (natürlich eine andre Art) »im heissesten Theil der Vereinigten Staaten gefunden habe«. »Auf dem Plateau von Mexiko aber schneit es jeden Winter und wenn der See auch nicht friert, so muss doch seine Temperatur sehr abnehmen bei der geringen Tiefe.«

Wenn aber auch dieser Ansicht keine theoretischen Bedenken entgegenstehen, so halte ich sie doch nicht für richtig. Ich bezweifle, dass die Temperatur es war, welche die Zurückverwandlung des Amblystoma in den Axolotl veranlasst hat, oder nach der Auffassung de Saussure's, welche heutzutage die Umwandlung des Axolotl im See von Mexiko verhindert, und zwar deshalb, weil jetzt aus allen Theilen der Vereinigten Staaten bis nördlich von New-York hinauf Amblystomen bekannt geworden sind, ein Beweis, dass auch eine viel bedeutendere Winterkälte, als die des Hochlandes von Mexiko kein Hinderniss für die Metamorphose des Axolotl ist, dass sich die Gattung in dieser Beziehung nicht empfindlicher zeigt, als unsere einheimischen Salamandriden-Gattungen.

Mehr Beachtung scheinen mir die folgenden Bemerkungen de Saussure's zu verdienen, in welchen er auf die Beschaffenheit des mexikanischen Seees hindeutet: »der Boden dieser Seeen ist flach, so dass man unmerklich aus dem See in weite Sumpfregionen gelangt, ehe man festen Boden erreicht; vielleicht macht dieser Umstand den Axolotl unfähig, das Trockne zu gewinnen und verhindert die Umwandlung.«

Jedenfalls bietet der See von Mexiko sehr eigenthümliche Lebensbedingungen für ein Amphibium. Mein verehrter Freund Herr Dr. v. Frantzius machte mich darauf aufmerksam, dass dieser See — wie übrigens auch viele andre der mexikanischen Seeen — schwach salzig ist. Zur Zeit der Eroberung von Mexiko durch Ferdinand Cortez hat dieser Umstand die endliche Uebergabe der Stadt herbeigeführt, da die Spanier den Belagerten das Wasser abschnitten und das Seewasser nicht trinkbar ist. Die alten Mexikaner hatten bereits von den fernen Bergen her Wasserleitungen angelegt, und auch heute noch ist die Stadt auf das durch Leitungen herbeigeführte Wasser angewiesen.

Dieser Salzgehalt würde nun an und für sich keine Ursache für den Rückfall in die Perennibranchiatenform sein können, wohl

aber in Verbindung mit andern Eigenthümlichkeiten des Seees. Der flachste Theil des Seees ist der östliche und nur in diesem Theil hält sich der Axolotl auf. Im Winter wehen nun regelmässig und anhaltend heftige Oststürme, welche von den Gebirgen herabfahren und das Wasser so gewaltig vor sich her treiben, dass es sich im westlichen Theil des Seees staut und dort häufig Ueberschwemmungen veranlasst, während von dem flachen Ostufer oft an 2000 Fuss völlig trocken gelegt werden *).

Hält man nun diese beiden Eigenthümlichkeiten zusammen: den Salzgehalt und periodisches Trockenliegen eines Theils des Seebodens durch anhaltende Winde, so erhält man allerdings Lebensbedingungen für den Axolotl, wie sie sich wohl nur an wenigen Arten ebenso wieder finden mögen. Freilich könnte man versucht sein, dieselben gerade in entgegengesetztem, meiner Theorie ungünstigem Sinne zu verwerthen, denn das Zurücktreten des Wassers von einem grossen Theil des Seebodens sollte — so könnte man denken — dem Thier den Uebergang zum Landleben eher erleichtern, ja es geradezu dazu zwingen. Man vergisst aber dabei, dass der entblösste Seeboden eine sterile Fläche ist, ohne Nahrung und ohne Schlupfwinkel, vor Allem ohne Vegetation, und weiter, dass durch den ziemlich bedeutenden Salzgehalt des Wassers (spec. Gewicht = 1,0215) die ganze trocken gelegte Fläche von Salzkruste überzogen sein muss, ein Umstand der die Ernährung auf dem Lande geradezu unmöglich machen wird. Hauptsächlich Chlornatrium und kohlensaures Natron sind in so beträchtlicher Menge im Wasser aufgelöst, dass es sich regelmässig als eine Kruste am Ufer des Seees niederschlägt, dort während der trocknen Jahreszeit gesammelt wird und unter dem Namen Tequisquite in den Handel kommt. (Mühlenpfordt**.)

So fehlt es also nicht an Anhaltspunkten zu der Vermuthung, dass eigenthümliche Verhältnisse dem Thiere seine Ernährung auf dem Lande schwieriger machten, als sie im Wasser ist und dies allein könnte genügt haben, dasselbe zur Gewohnheit reinen Wasserlebens zurückzuführen und damit auch zum Rückschlag in die Perennibranchiaten- oder Ichthyodenform.

*) Mühlenpfordt, Versuch einer getreuen Schilderung der Republik Mejico. Hannover 1844. II. S. 252.

**) a. a. O. S. 252.

Doch genug der Vermuthungen! Wir dürfen uns nicht beklagen, dass wir nicht im Stande sind aus der Ferne mit Bestimmtheit die Ursachen ausfindig zu machen, welche den Axolotl zwangen, das Amblystomastadium wieder aufzugeben, so lange wir nicht im Stande sind, den uns viel näher liegenden Fall von Rückschlag bei den Filippi'schen und Jullien'schen Tritonen anzugeben und doch müssen auch hier allgemeine, die ganze Tritonenkolonie betreffende Ursachen zu Grunde gelegen haben, da — in dem Falle von Filippi wenigstens — die überwiegende Mehrheit der Individuen im Larvenzustande verharrte. Versuche mit Tritonenlarven müssten hier grössere Klarheit schaffen können; sie hätten vor Allem festzustellen, ob der Rückschlag sich künstlich hervorrufen lässt und wenn dies der Fall ist: durch welche Einflüsse.

Nach den oben angeführten Erfahrungen bei Schmetterlingen, sowie nach den bei Axolotl'n erzielten Resultaten, würden wir bei Tritonen zu erwarten haben, dass der Rückschlag in die Ichthyodenform am ersten eintreten werde, wenn man den Reiz der Wasserumspülung der Kiemen, wie des ganzen Körpers andauern lässt und gleichzeitig denjenigen Reiz abhält, unter dessen Einwirkung sich die Salamandridenform ausgebildet hat: den Reiz der Luftumspülung der Kiemen, der Haut- und der Lungen-Oberfläche.

Aeltere Versuche derart liegen vor, doch sind sie niemals lange genug fortgesetzt worden, um den Verdacht gänzlich beseitigen zu können, es würde bei längerem Leben der betreffenden Individuen nicht vielleicht doch noch die gewöhnliche Metamorphose eingetreten sein.

So berichtet Schreibers*), dass »es ihm oft geglückt sei, im Freien gefangene Wassersalamanderquappen im letzten Stadio ihrer Ausbildung mittelst einer Vorrichtung (Drahtnetz?) unter Wasser abgeschlossen und mit feinem Gehäckel von Regenwürmern genährt, mehrere Monate, ja den ganzen Winter über in diesem Zustande zu erhalten und ihre letzte Verwandlung und den Uebergang aus dem Quappenzustand in jenen des vollkommnen Thieres solchergestalt gewaltsam so lange zu procrastinieren«. Ob die Thiere sich

---

*) „Ueber die specifische Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erdsalamanders oder Molchs und der höchst merkwürdigen, ganz eigenthümlichen Fortpflanzungsweise des Letzteren." Isis, Jahrg. 1833. S. 527.

schliesslich doch noch umwandelten, wird nicht gesagt, und so lässt sich auch nicht entscheiden, ob hier Rückschlagsfälle vorlagen, oder blosse Entwicklungs-Verzögerung. Dass die Umwandlung noch nach geraumer Zeit eintreten kann, beweisen Versuche, welche Herr Professor Langer in Wien mit Pelobates-Quappen anstellte *). Die Thiere wurden in tiefem Wasser gehalten und zwar so, dass sie nicht landen konnten. Dadurch gelang es, bei Dreien unter sehr zahlreichen Exemplaren die Metamorphose bis in den zweiten Sommer hinein zu verhindern; dann aber trat sie trotzdem ein.

Man wird meiner Rückschlags-Hypothese nicht vorwerfen wollen, dass sie auf der einen Seite bekämpfe, was sie auf der andern selbst postulirt: eine sprungweise Aenderung des Baues. Das Charakteristische des Rückschlags liegt ja gerade in der sprungweisen Erreichung eines älteren d. h. früher bestandenen phyletischen Stadiums. Dass diese vorkommt, ist Thatsache, während die sprungweise Erreichung — um mich bildlich auszudrücken — eines vorwärtsgelegenen Zieles (sit venia verbo!) noch niemals erwiesen, oder auch nur wahrscheinlich gemacht worden ist.

Wenn es aber gelang in den heutigen Lebensbedingungen des Axolotl Momente zu finden, welche ihm das Leben auf dem Lande erschweren, oder ganz unmöglich machen, die eingetretene Rückkehr zur Ichthyoden-Form also als motivirt erscheinen lassen, so kann auch die andre Seite meiner Hypothese durch Thatsachen gestützt werden, die Annahme der Axolotl sei in früherer Zeit schon Amblystoma gewesen.

Wir wissen durch Humboldt **), dass der Spiegel des Sees von Mexiko in verhältnissmässig neuer Zeit um ein Bedeutendes höher gelegen hat, als heute. Wir wissen ferner, dass das Hochland von Mexiko mit Wald bedeckt war, während jetzt der Wald überall ausgerottet ist, wohin die Ansiedlungen des Menschen und speciell der Spanier gelangt sind. Darf man nun annehmen, dass etwa zur Diluvialzeit die Bergwälder sich bis zum Rande des damals noch tiefen, steiler abfallenden und bedeutend salzärmeren Sees er-

*) Die betreffenden Versuche sind nicht veröffentlicht worden; ich verdanke ihre Kenntniss der gütigen, brieflichen Mittheilung des verehrten Herrn Collegen.

**) Siehe die angezogene Schrift von Mühlenpfordt Bd. I.

streckten, so sind damit nicht nur wesentlich von den heutigen verschiedne Lebensbedingungen aufgewiesen, sondern auch solche wie sie für die Ausbildung einer Salamandriden-Art ganz besonders günstig waren.

Nach alle dem glaube ich, dass man meinem Versuch, die ausnahmsweise eintretende Metamorphose des Axolotl aus dem See von Mexiko zu erklären, nicht den Vorwurf eines allzuluftigen Phantasiegebäudes wird machen können. Jedenfalls ist er die einzig mögliche Erklärung, welche jener andern entgegengestellt werden kann, die da annimmt, die gelegentliche Umwandlung des Axolotl sei nicht Rückschlag sondern ein Versuch zum Fortschritt und diese Annahme muss meines Ermessens schon aus rein theoretischen Gründen von Jedem zurückgewiesen werden, der eine plötzliche Umwandlung der Arten wenigstens da für undenkbar hält, wo dieselbe mit Anpassungen an neue Lebensbedingungen verbunden ist, von Jedem der Anpassungen nicht für das auf einen Schlag entstandene Werk einer Zauberkraft ansieht, sondern für das Endresultat einer langen Reihe von natürlichen, wenn auch im Einzelnen kleinen und unscheinbaren Ursachen.

Wenn meine Deutung der Thatsachen richtig ist, so ergeben sich aus ihr einige Folgerungen, die ich hier am Schluss noch kurz berühren möchte.

Zuerst eine mehr äusserliche Sache.

Wenn der Siredon mexicanus Shaw nur durch gelegentlichen Rückschlag die Amblystoma-Form annimmt, niemals aber als solche sich fortpflanzt, sondern nur als Siredon, so ist das Verfahren der neueren Systematiker nicht zu billigen, welche die Gattung Siredon einfach aus dem System streichen und den Siredon mexicanus als unwillkommenen Zusatz unter der Gattung Amblystoma aufführen. So lange es nicht nur eine, sondern sogar mehrere lebende Siredon-Arten auf der Erde gibt, welche als solche und zwar nur als solche sich regelmässig fortpflanzen, solange existirt auch die Gattung noch und wenn wir auch die Hoffnung eines dereinstigen Wiederaufschwungs dieser Siredon-Arten zum Amblystoma den Systematikern nicht ganz rauben wollen, so entspricht es doch dem jetzt auf der Erde vorhandenen Thatbestand besser, wenn wir nach wie vor die Gattung

Siredon unter den Gattungen der Fischmolche bestehen lassen und zu ihr alle diejenigen Arten rechnen, welche wie der Pariser Axolotl, der Siredon mexicanus Shaw und wahrscheinlich auch Siredon lichenoides nur ausnahmsweise, oder auf künstliche Einflüsse hin die Amblystoma-Form annimmt, ohne sich aber in dieser fortzupflanzen.

Dagegen wird man mit Recht alle diejenigen Arten zur Gattung Amblystoma ziehen, welche sich in diesem Zustand fortpflanzen und bei welchen die Perennibranchiaten-Stufe nur als Larvenzustand auftritt.

Im einzelnen Fall hier die Entscheidung zu treffen, wird hauptsächlich Sache der amerikanischen Forscher sein, von deren immer steigender Rührigkeit wir wohl in Bälde nähere Aufschlüsse über die Fortpflanzung der zahlreichen Amblystoma-Arten ihres Vaterlandes erhoffen dürfen. Ich würde mich freuen wenn meine hier vorgetragenen Auseinandersetzungen zu solchen Untersuchungen den Anstoss liefern würden.

Die zweite Folgerung, auf welche ich hinwies, ist rein theoretischer Natur. Sie betrifft einen Zusatz zu dem von Fritz Müller und Haeckel zuerst aufgestellten »biogenetischen Grundgesetz«. Dieses besteht bekanntlich in dem Satze: Die Ontogenese enthält in sich die Phylogenese, mehr oder weniger zusammengezogen, mehr oder weniger verändert.

Nach diesem Satze nun müsste eine jede Stufe der phyletischen Entwicklung, wenn sie von einer später folgenden abgelöst wird, in der Ontogenese enthalten bleiben, also in Gestalt eines ontogenetischen Stadiums noch in der Entwicklung eines jeden Individuums zu Tage treten. Damit scheint nun meine Deutung der Umwandlung des Axolotl in Widerspruch zu stehen, denn der Axolotl, der früher einmal bereits Amblystoma war, enthält in seiner Ontogenese Nichts vom Amblystoma. Der Widerspruch ist indessen nur scheinbar. Sobald es sich wirklich um eine Weiterentwicklung handelt, also um die Erreichung einer neuen, vorher noch nicht dagewesenen Stufe, sobald findet sich auch die ältere Stufe in die Ontogenese aufgenommen vor. Es verhält sich aber nicht so, sobald die neue Stufe nicht wirklich neu ist, sondern früher schon einmal das Endstadium der individuellen Entwicklung dargestellt hat, oder mit andern Worten: sobald es sich

um Rückschlag nicht des einzelnen Individuums, sondern der Art als solcher auf das vorhergehende phyletische Stadium handelt, also um ein phyletisches Zurücksinken derselben. In diesem Falle wird das frühere Endstadium der Ontogenese einfach eliminirt, es fällt aus und wir können dann sein einstiges Vorhandensein nur daran erkennen, dass es gelegentlich als Rückschlagsform auftreten kann. So sinkt der Triton unter Umständen auf die Perennibranchiaten-Stufe zurück, aber nicht so, dass das Individuum zuerst Triton würde und dann sich zum Perennibranchiaten zurückverwandelte, sondern wie ich oben schon hervorhob einfach dadurch, dass es die Salamandriden-Stufe gar nicht mehr erreicht und auf der Stufe des Ichtyoden stehen bleibt. So ist auch der nach meiner Hypothese früher an den Ufern des Seees von Mexiko lebende Salamandrine, das Amblystoma mexicanum auf die Stufe des Fischmolchs zurückgesunken und die einzige Spur, welche uns von seiner einstigen Entwicklungs-Höhe blieb, ist eben die in jedem Individuum mehr oder weniger enthaltene Neigung, unter günstigen Umständen die Salamanderstufe von Neuem zu erklimmen.

Die dritte und letzte Folgerung aber, welche meine Deutung der Thatsachen mit sich bringt, liegt in der veränderten Rolle, welche durch sie dem Rückschlag in der organischen Natur zugewiesen würde. Während man bisher atavistische Formen nur als vereinzelte Ausnahmsfälle kannte, interessant zwar in hohem Grade für unsere Erkenntniss, aber bedeutungslos für den Entwicklungsgang der organischen Natur, würde ihnen jetzt eine reale Bedeutung in dieser letzteren Beziehung zuerkannt werden müssen.

Ich möchte annehmen, dass Rückschlag in doppelter Weise für die Erhaltung oder Wiederherstellung einer Lebensform massgebend werden kann. Einmal so, wie beim Axolotl, wo die neuere und organisch höher stehende Form aus äussern Gründen unhaltbar wird und nun — da eine Weiterentwicklung nach andrer Richtung nicht möglich scheint — statt einfachen Aussterbens ein Rückschlag der Art auf die ältere und niedriger organisirte Stufe erfolgt. Zweitens aber in der Weise, dass die ältere phyletische Form überhaupt nicht aufgegeben wird, während sich die jüngere aus ihr heraus entwickelt, sondern dass sie periodisch mit der jüngeren abwechselt, so wie wir dies bei

den saison-dimorphen Schmetterlingen sehen. Man wird schwerlich Etwas dagegen einwenden, wenn ich bei diesen den Wechsel von Sommer- und Winterform als einen periodisch eintretenden Rückschlag zu der phyletisch älteren Form (der Winterform) ansehe.

Mag der totale Rückschlag einer Art, wie ich sie für den Axolotl annehme, ein selten eintretender Fall sein, der periodisch oder cyclisch eintretende Rückschlag ist es gewiss nicht; er spielt sicherlich eine sehr bedeutende Rolle beim Zustandekommen verschiedner Formen der alternirenden oder cyclischen Fortpflanzungsweise*).

*) Auf botanischem Gebiet ist ein solcher Fall bereits nachgewiesen und zwar durch Fritz Müller (Botan. Zeitung 1869, S. 226; 1870, S. 149). Ich erlaube mir, die Stelle des Briefes, durch welche mich Herr Müller auf diese interessante Entdeckung aufmerksam macht, hier mitzutheilen. „Als Beweis für die Möglichkeit, dass eine Rückschlagsform wieder dauernde Eigenthümlichkeit einer Art, oder der Artgenossen eines bestimmten Bezirkes werden kann, könnte ich Ihnen ein Epidendrum der Insel Santa Catharina anführen. Bei allen Orchideen (mit Ausnahme von Cypripedium) ist nur ein einziges Staubgefäss fruchtbar ausgebildet; in sehr seltnen Fällen treten als Rückschlag wohlgebildete Antheren in den verkümmerten, seitlichen Staubgefässen des innern Kreises auf. Bei dem erwähnten Epidendrum aber sind diese regelmässig vorhanden."

Nachschrift.

In vorstehender Abhandlung wurde schon angedeutet, dass mir die Ursachen, von welchen ich das Zurückschlagen des hypothetischen Amblystoma mexicanum in den heutigen Axolotl ableitete, nicht vollkommen zur Erklärung der Erscheinung auszureichen schienen. Einmal schienen mir dieselben zu lokaler Natur, da sie sich mit Sicherheit doch nur auf den Axolotl des Seees der mexikanischen Hauptstadt anwenden lassen, während doch auch der aus einem andern Theil von Mexiko stammende Pariser Axolotl seine Erklärung verlangt. Andrerseits aber schienen sie mir nicht zwingend genug. Denn sollten wir selbst später erfahren, dass auch der Pariser Axolotl aus einem Salzsee stammt, der ähnlichen

Winden ausgesetzt ist, wie der See von Mexiko, so liegt doch in diesen Eigenthümlichkeiten der Seeen immer nur ein Moment, welches der Larve die Metamorphose und die Gewinnung eines geeigneten neuen Wohnortes auf dem Lande erschwert. Die Unmöglichkeit einen solchen zu erreichen, oder gar das gänzliche Fehlen eines solchen ergibt sich aber daraus nicht mit Nothwendigkeit.

Offenbar wäre es eine viel solidere Stütze für meine Hypothese, wenn es gelänge, in den physikalischen Verhältnissen des Landes Momente nachzuweisen, welche die Existenz von Amblystomen dort gradezu ausschliessen.

Lange Zeit hindurch wollte es mir indessen nicht gelingen, solche Momente aufzufinden, und so schloss ich die vorstehende Abhandlung ab und übergab sie dem Druck. Erst später brachte mich ein zufälliger Aufenthalt in einem der höchsten Thäler unserer Alpen, im Ober-Engadin, auf einen Gedanken, den ich jetzt, nachdem er an den bekannten Thatsachen geprüft ist, nicht anstehe, für den richtigen zu halten.

Es fiel mir nämlich auf, dass im Ober-Engadin nur solche Amphibien leben, welche sich anhaltend oder doch häufig ins Wasser begeben; Frösche fand ich bis zu fast 7000′ Meereshöhe, Tritonen noch in 6000′ (bei Pontresina und über Samaden). Dagegen fehlte der auf dem Lande lebende Alpensalamander, Salamandra atra, während doch passende Aufenthaltsorte auch für diese Art in Menge vorhanden wären, und es ihm an Nahrung so wenig fehlen würde, als seinen Verwandten, den Wassermolchen. Auch die bedeutende Höhe über dem Meere würde an und für sich kein Hinderniss seines Vorkommens sein, da er gelegentlich bis zu 3000 Mtr. emporsteigt (Fatiot)*).

Es ist nun bekannt, dass die Luft im Oberengadin**), wie auch in andern Hochthälern der Alpen, welche von ausgedehnten Gletschermassen umschlossen sind, oft und lange Zeit hindurch aus-

*) Siehe: Fatiot „Les Reptiles et les Batraciens de la haute Engadine". Genève 1873.

**) Ich erinnere nur an das dem Oberengadin eigenthümliche conservirte Rindfleisch, welches einfach durch Austrocknen an der Luft bereitet wird; auch an die Mumificirung ganzer menschlicher Leichen durch Austrocknen in freier Luft, wie sie auf dem grossen St. Bernhard Sitte ist.

serordentlich trocken ist und in diesem Umstand schien mir die Erklärung zu liegen, warum der schwarze Landsalamander dort fehlt*), während seine nächsten im Wasser lebenden Verwandten sich in Menge vorfinden. Die Haut der nackten Amphibien bedarf durchaus der Feuchtigkeit, andernfalls trocknet sie ein und das Thier, eines wesentlichen Athmungsapparates beraubt, stirbt oft rascher dahin, als wenn man ihm ein wichtiges, inneres Organ ausgeschnitten hätte. Decapitirte Frösche hüpfen noch lange umher, ein Frosch aber, der dem Behälter entsprungen eine Nacht hindurch in trockner Zimmerluft umhergewandert ist, findet sich am folgenden Tag mit trockner, staubüberzogener Haut in irgend einer Ecke halbtodt und stirbt vielleicht schon nach einem weiteren Tage, wenn man ihn ohne Feuchtigkeit lässt.

Damit stimmt Alles, was wir von der Biologie der Amphibien wissen. So entziehen sich alle Landsalamander im südlicheren Italien der heissen und austrocknenden Luft des Sommers dadurch, dass sie sich in die Erde vergraben und dort einen Sommerschlaf durchmachen. So die interessante Salamandrina perspicillata**) der auf dem Lande lebende Triton Sardiniens, der merkwürdige Euproctus Rusconii Gené***) (Triton platycephalus Schreiber). Von Geotriton fuscus Gené erfahre ich durch Herrn Dr. Wiedersheim, der die Lebensverhältnisse dieses niedersten europäischen Urodelen an Ort und Stelle studirte, dass er in Sardinien vom Juni bis in den Winter ununterbrochen fortschläft, während er an der Küste von Spezia und bei Carrara, wo er ebenfalls vorkommt in sehr eigenthümlicher Weise dem Sommerschlaf ausweicht. Er zieht nämlich Nutzen von den zahlreichen Höhlen der dortigen Kalkformation und wird auf einige Monate des Jahres Höhlenbewohner. Sobald grosse Hitze eintritt, oft schon im Mai, zieht er sich in die Höhlen zurück und kommt erst im November an Regentagen wieder hervor. In diesem Schlupfwinkel verfällt er nicht in Schlaf, sondern man findet ihn dort ganz munter und sein hauptsächlich mit Skorpionen angefüllter Magen beweist,

---

*) Faune des Vertébrés de la Suisse Vol. III. Histoire naturelle des Reptiles et des Batraciens. Genève 1873.

**) Siehe: Wiedersheim „Versuch einer vergleichenden Anatomie der Salamandrinen". Würzburg 1875.

***) Siehe: Gené „Memorie della Reale Acad. di Torino" T. I.

dass er mit Erfolg nach Nahrung ausgeht; die feuchte Luft der Höhle macht ein Vergraben in die Erde überflüssig.

In demselben Sinne scheint mir auch die Thatsache aufzufassen, dass die einzige Frosch-Art des Ober-Engadins, Rana temporaria*), der braune Grasfrosch, dort viel mehr Wasserbewohner ist, als in der Ebne. Zwar finde ich darüber in dem oben schon angeführten, vortrefflichen Werke von Fatiot keine Bemerkung und bin somit auf meine eignen zwar wiederholten, aber doch immer nur während kurzer Zeit angestellten Beobachtungen angewiesen, allein es fiel mir sehr auf, dass die Engadiner Frösche noch lange nach der Paarungs-Zeit, welche nach Fatiot höchstens bis Mitte Juni dauert, im Wasser anzutreffen sind und zwar in Menge. Ich fand sie in den zahlreichen Tümpeln um Samaden noch im Juli und August, während sie in der Ebne nur zur Zeit der Fortpflanzung in das Wasser gehen und dann erst wieder beim Eintritt des Winters, um sich im Schlamm ein Winterquartier zu suchen (Fatiot S. 321). Sie haben also im Engadin in einem gewissen Grade die Lebensweise des Wasserfroschs angenommen, was natürlich nicht hindert, dass sie bei feuchter Witterung in die alte Gewohnheit zurückfallen, sich auf Wiesen und in Wäldern umherzutreiben.

Nachdem es mir durch diese Erwägungen sehr wahrscheinlich geworden war, dass die austrocknende Luft des Ober-Engadins das Fehlen des schwarzen Landsalamanders bedinge, lag die Frage nah, ob nicht etwa das Fehlen von Amblystomen auf dem Hochlande von Mexiko auf die gleiche Ursache zurückzuführen sei, ob nicht etwa auch dort eine solche Trockenheit der Luft herrsche, dass Amphibien, oder wenigstens salamanderartige Amphibien auf dem Lande nicht ausdauern können. Die Höhe über dem Meere ist noch bedeutender (7000—8000′) und die tropische Sonne wird in dem wasserarmen Lande noch rascher Alles austrocknen.

Da ich augenblicklich ohne Bücher war, die mich über die meteorologischen Verhältnisse von Mexiko genügend hätten aufklären können, schrieb ich an Herrn Dr. von Frantzius, der durch langjährigen Aufenthalt in Central-Amerika mit den dor-

---

*) Rana esculenta steigt nie bis in die alpine Region, man findet diese Art niemals höher als 1100 Meter (Fatiot a. a. O. S. 318).

tigen klimatischen Verhältnissen genau vertraut ist, und bat ihn um seine Ansicht.

Ich erhielt die Antwort, dass allerdings auf der Hochebene von Mexiko eine ganz ausserordentliche Trockenheit der Luft vorhanden sei. »Die hauptsächlichste Ursache der Trockenheit der Hochebenen liegt in der geographischen Lage, Configuration des Landes und dem physikalischen Bau. Der Nordostpassat treibt die Wolken gegen die Gebirge, an deren Kamm diese ihre Feuchtigkeit ablagern, ohne Etwas davon hinüber zu bringen; so lange der Nordostpassat weht, werden die Quellen der nach dem atlantischen Ocean strömenden Flüsse reichlich mit Feuchtigkeit gespeist, während auf dem westlichen Abhange und namentlich auf der Hochebene die Wolken keinen Niederschlag bilden. Aber auch in der zweiten Hälfte des Jahres, während unserer Sommermonate, bringt die sogenannte Regenzeit nur wenig Regen*), wenig im Vergleich zu den südlicher gelegenen Gegenden, in denen täglich die schweren tropischen Gewitterregen vom Himmel herabstürzen. Mexiko liegt nämlich viel zu nördlich, um von dem Calmengürtel erreicht zu werden, in dessen Bereich jene tropischen Regen angetroffen werden.«

Sonach stehe ich nicht an, in der das ganze Jahr über andauernden hochgradigen Trockenheit der Luft den Hauptgrund zu sehen, warum auf jenen Hochebnen keine Amblystomen vorkommen; sie können einfach dort nicht existiren und müssen vertrocknen, falls sie, dorthin gebracht, nicht im Stande wären, ihre Lebensweise abzuändern und ins Wasser zu gehen. Wenn also in früheren Zeiten Amblystomen in Mexiko gelebt haben, so blieb ihnen beim Eintritt der heutigen klimatischen Verhältnisse nur die Wahl unterzugehen oder sich aufs Neue ins Wasser zurückzuziehen, in welchem ihre Ichthyoden-artigen Vorfahren gelebt hatten. Dass dieses direkt nicht möglich war, dass die Amblystomaform selbst, ohne Umwandlung ihres Baues, dazu nicht im Stande war, sehen wir an der Thatsache, dass auch in den Seeen von Mexiko keine Amblystomen vorkommen. Ein Zurückziehen ins Wasser konnte — wie es scheint — nur durch vollständigen Rückschlag auf die Ichthyodenform erreicht werden. Diese trat denn auch ein.

*) Vergleiche das oben schon angezogene, vortreffliche Buch von Mühlenpfordt über Mexico, Bd. I. S. 69—76.

Meine Hypothese von der Umwandlung des Axolotl verlangt aber nicht nur den Nachweis, dass Amblystomen unter den heutigen Verhältnissen in Mexiko nicht leben können, sondern auch den weiteren, dass früher andere Verhältnisse dort walteten und zwar solche, wie sie die Existenz von Landsalamandern ermöglichen.

Auf meine Frage, ob man annehmen dürfe, dass etwa zur Diluvialzeit die Feuchtigkeitsverhältnisse der Luft auf der Hochebene von Mexiko wesentlich andere waren als heute, erinnerte mich Herr v. Frantzius an die oben angeführte Beobachtung Humboldt's*) welcher in der Umgebung des Seees von Tezenco (Mexiko) deutliche Spuren eines weit höheren ehemaligen Wasserspiegels auffand. »Sämmtliche Hochebenen waren sicher ehemals ebenso viele ausgedehnte Wasserbecken, die sich nach und nach mit Schutt füllten und noch füllen. Damals musste die Verdunstung so grosser Wasserflächen eine sehr feuchte Atmosphäre schaffen, welche der Vegetation günstig und der Lebensweise der nackten Amphibien angemessen war.«

Somit wäre denn auch von dieser Seite her meine Hypothese gestützt und wir dürfen wohl mit einiger Sicherheit annehmen, dass noch am Beginn der Diluvialzeit die Wälder von Mexiko in in der Umgebung der Seeen mit Amblystomen bevölkert waren, dass diese später aber als die Seeen mehr und mehr austrockneten und die Luft immer mehr an Feuchtigkeit verlor, auch immer schwieriger auf dem Lande existiren konnten. Sie würden zuletzt völlig ausgestorben sein, wäre ihnen nicht durch Rückschlag auf die Ichthyodenform das Wasser von Neuem zugänglich geworden. Dass bei der Hervorrufung des Rückschlags vielleicht jene oben angeführten physikalischen Verhältnisse mitwirkten, welche den Larven das Verlassen des Wassers erschwerte, — das öde. mit Salzkrusten überzogene Ufer — darf vermuthet werden, sicher können wir aber darüber erst dann urtheilen, wenn wir durch das Experiment die Ursachen festgestellt haben, welche bei Amphibien Rückschlag hervorrufen.

---

*) Essai politique sur le Royaume de la Nouvelle-Espagne. 1805. p. 291.

Zusatz.

Nachträglich geht mir noch eine interessante Notiz über die Fortpflanzung der in Nordamerika einheimischen Amblystomen zu. Herr Professor Spence F. Baird in Washington beobachtete mehrfach und an verschiedenen Arten die Entwicklung vom Ei an, besonders bei Amblystoma punctatum u. A. fasciatum. Seine Beobachtungen scheinen noch nirgends veröffentlicht zu sein, wie ich denn überhaupt nicht im Stande war, irgend welche Angaben über Amblystoma-Entwicklung in der Litteratur aufzufinden. Einem an Herrn Dr. v. Frantzius gerichteten Brief bin ich ermächtigt, die folgenden kurzen Daten zu entnehmen.

Zur Eiablage gehen die Amblystomen ins Wasser und legen dort die Eier, eingehüllt in eine gallertige Masse, aber nicht mehr, als 15—20 im Ganzen. Das kuglige Ei ist sehr gross, vielleicht 1/4 Zoll dick. Dasselbe entwickelt sich bald zu einer Siredon-artigen Larve, welche mehrere Monate in diesem Zustande verharrt. Dann schrumpfen die Kiemen, das Thier beginnt zu kriechen und macht allmälig die verschiednen Umwandlungen bis zur vollkommnen Amblystomaform durch.

Aus dieser Mittheilung geht hervor, dass die Amblystomen weit grössere aber auch weit weniger Eier legen, als die Axolotl, sowie dass ihre Entwicklung durchaus der unsrer Salamander gleicht.

Zum Schlusse erwähne ich noch ein anatomisches Verhältniss, welches meine Auffassung des Axolotl von Mexiko als eines zurückgeschlagenen Amblystoma sehr energisch unterstützt.

Von Dr. Wiedersheim erfahre ich nämlich, dass der Axolotl die bei allen auf dem Lande lebenden Amphibien vorkommende »Intermaxillardrüse« besitzt. Dieses in der Intermaxillarhöhle gelegene Organ scheint überall, wo es vorkommt, zur Erzeugung eines »Fliegenleims« d. h. eines ungemein klebrigen Sekretes zu dienen, welches das Festkleben der Beute an der hervorgeschleuderten Zunge bewirkt. Wenn auch die Wirkung dieses Sekretes vielleicht noch eine andere sein kann, so geht doch aus dem Fehlen der Intermaxillardrüse bei allen ausschliesslich im Wasser lebenden Amphibien hervor, dass sie für das Fressen im Wasser bedeutungslos und nicht verwerthbar sein muss. Die Intermaxillardrüse fehlt bei allen Perennibranchiaten und Derotremen, welche Wiedersheim daraufhin untersucht hat, bei Menobran-

chus, Proteus, Siren, Cryptobranchus, Amphiuma, Menopoma, ja diese Thierformen besitzen nicht einmal den Raum, in welchem die Drüse bei den Salamandrinen liegt, das Cavum intermaxillare.

Bei den Salamandrinen nun zeigt sich die Drüse schon frühe. Sowohl die Larven von Triton, als von Amblystoma-Arten besitzen dieselbe in wohl entwickeltem Zustand, so zwar, dass die Drüsen-Schläuche das Cavum intermaxillare vollständig ausfüllen.

Wäre nun der Axolotl eine in der phyletischen Entwicklung zurückgebliebene Art, so wäre schon allein die blosse Anwesenheit der sonst bei keinem Perennibranchiaten vorkommenden, nur für das Leben auf dem Lande verwerthbaren Drüse ganz unerklärlich.

Noch räthselhafter aber wird die Sache dadurch, dass die Drüse beim Axolotl zwar vorhanden, aber ganz rudimentär ist.

Während nämlich bei den Salamandrinen die geräumige Höhle des Intermaxillarraums ganz ausgefüllt ist von den Schläuchen der betreffenden Drüse, wird dieselbe beim Axolotl beinahe vollständig von einem dicht verfilzten Bindegewebe erfüllt, in welchem nur ganz vornen und zugleich am Boden unmittelbar über den Intermaxillar-Zähnen eine geringe Anzahl von Drüsenschläuchen sich findet, welche in ihrem histologischen Bau bis ins Einzelste mit den Elementen derselben Drüse der Salamandriden übereinstimmen.

Ich gebe diese anatomischen Details nach Dr. Wiedersheim's mündlicher Mittheilung. Eine ausführliche Darlegung wird Derselbe an einem andern Orte später nachfolgen lassen.

Eine Erklärung dieser rudimentären Intermaxillardrüse beim Axolotl scheint mir nur unter der Voraussetzung möglich, dass derselbe eine atavistische Form ist. Unter diesem Gesichtspunkt leuchtet es ein, dass die bei allen Amblystoma-Larven schon angelegte Drüse beim Rückschlag des hypothetischen Amblystoma mexicanum der Diluvialzeit mit in die Perennibranchiatenform des heutigen Axolotl herübergenommen werden musste. Es versteht sich aber auch leicht, dass das Organ im Laufe der Zeit mehr und mehr verkümmern musste, da es im Wasser keine Verwendung mehr fand, sowie, dass die Lücken, welche dadurch in dem einmal vorhandnen Cavum intermaxillare entstanden, durch Bindegewebe ausgefüllt wurden.

IV.

UEBER DIE

MECHANISCHE AUFFASSUNG DER NATUR.

In der ersten der drei vorstehenden Abhandlungen wurde die Frage zu lösen versucht, ob sich die Umwandlungen eines bestimmten Complexes von Charakteren bei einer bestimmten systematischen Gruppe allein mit Hülfe der Darwin'schen Principien vollständig erklären lassen. Die Entstehung der Zeichnung und Färbung bei den Raupen der Sphingiden sollte allein aus individueller Variabilität, aus den Einflüssen der Aussenwelt und aus den innerhalb des Organismus waltenden Gesetzen der Correlation abzuleiten versucht werden. Diese Principien, angewandt auf die Entstehung eines ganz bestimmten, wenn auch sehr eng umgrenzten Formengebietes sollten darauf hin geprüft werden, ob sie allein für sich genügen, die Wandlungen der Formen zu erklären.

Es zeigte sich, dass dies allerdings der Fall ist. Ueberall da wenigstens, wo die zu voller Einsicht nöthigen Thatsachen vorliegen, lassen sich die Umwandlungen aus diesen bekannten Factoren herleiten; es bleibt kein unerklärter Rest von Erscheinungen übrig, und wir haben deshalb auch keinen Grund, auf eine weitere noch unbekannte Ursache der Transmutationen zu schliessen, welche im Innern der Organismen verborgen läge; für dieses Gebiet der Zeichnung und Färbung der Raupen musste die Annahme einer phyletischen Lebenskraft als überflüssig zur Erklärung der Thatsachen zurückgewiesen werden.

In der zweiten Abhandlung wurde sodann der Versuch gemacht, aus den Beziehungen doppelter Formverwandtschaft, wie sie sich bei metamorphischen Insekten der Beobachtung darbieten, Rückschlüsse auf die Ursachen der Transmutationen abzuleiten. Es zeigte sich hier, dass Form- und Blutsverwandtschaft durchaus nicht immer zusammenfällt, indem die Larven einer Art, Gattung, Familie u. s. w. ganz andere Formverwandtschaften aufweisen können, als ihre Imagines. Sprach diese Thatsache allein

schon sehr entschieden gegen die Existenz einer innern treibenden Entwicklungskraft, so musste eine solche weiterhin auch auf dem Wege der Elimination beseitigt werden, da die beobachteten Incongruenzen der Formverwandtschaft, ebenso wie die Congruenzen ihre genügende Erklärung in den Einflüssen der Aussenwelt auf die Organismen fand.

So führte auch diese Untersuchung zur Läugnung einer phyletischen Lebenskraft.

Die dritte Abhandlung endlich suchte zu zeigen, dass die einzige bis jetzt thatsächlich betrachtete Verwandlung einer Art in eine andere, nicht ohne Weiteres als Ausfluss der Thätigkeit einer phyletischen Lebenskraft gedeutet werden darf, dass vielmehr die grössere Wahrscheinlichkeit dafür spricht, dass hier überhaupt nur scheinbar ein Fall von Neubildung vorliegt, dass es sich in Wahrheit aber um Rückschlag auf eine schon früher dagewesene Stufe handelt.

Wenn diese letzte Untersuchung der Hypothese einer phyletischen Lebenskraft die einzige sichere Beobachtung entzog, welche für sie angeführt werden konnte, so zeigten die Beiden ersten, dass dieselbe auf dem Gebiete der Insektenklasse wenigstens als durchaus unberechtigt zurückgewiesen werden muss.

Es fragt sich nun freilich, ob dieses Ergebniss von dem kleinen Gebiete, auf welchem es gewonnen wurde, auch auf die übrigen Gruppen der organischen Welt ohne Weiteres übertragen werden darf.

Die Anhänger eines organischen Entwicklungsprincips werden dies jedenfalls verneinen und für jeden einzelnen Fall, für alle Formenkreise der Organismen den besondern Nachweis verlangen; ich glaube aber, mit Unrecht. Wenn irgendwo, so scheint mir hier der Inductionsschluss vom einzelnen Fall auf das Allgemeine gerechtfertigt, da gar nicht abzusehen ist, wie eine Kraft von so eminenter und fundamentaler Bedeutung, wie es die phyletische Lebenskraft sein würde, in ihrer Thätigkeit auf einzelne Gruppen der organischen Welt beschränkt sein sollte. Wenn dieselbe überhaupt existirt, dann ist sie die treibende Grundursache der gesammten organischen Entwicklung, dann ist sie an jedem Punkte der Schöpfung gleich unentbehrlich, weil ohne sie überhaupt keine Weiterbildung eintreten kann, dann aber muss sie auch an jedem Punkte

erkennbar und nachweisbar sein, an keinem dürfen die Erscheinungen mit ihrer Annahme in Widerspruch stehen, an keinem dürfen sie sich ohne sie erklären und verstehen lassen. Dieselben Gesetze und Kräfte, welche die Entwicklung einer einzelnen Formengruppe hervorriefen, müssen auch der Entwicklung der gesammten organischen Welt zu Grunde liegen.

Ich glaube deshalb allerdings, dass wir vollkommen berechtigt sind, die bei den Insekten gewonnenen Anschauungen auf die gesammte Lebewelt zu übertragen und somit die Existenz einer innern, metaphysischen Entwicklungskraft überhaupt zu läugnen.

Es gibt aber noch einen ganz andern Weg, der zu demselben Resultate führt, wenn nicht zur vollständigen und definitiven, so doch gewiss zur vorläufigen Verwerfung eines solchen Princips: die Annahme desselben steht im Widerspruch mit den Grundsätzen der Naturforschung, welche verbieten, unbekannte Kräfte anzunehmen, so lange nicht nachgewiesen ist, dass die bekannten Kräfte zur Erklärung der Erscheinungen nicht ausreichen. Nun wird aber Niemand behaupten wollen, dass dieser Nachweis irgendwie erbracht worden sei; hat doch die Prüfung der bekannten Umwandlungsfactoren auf ihre Tragweite eben erst begonnen, und wo sie überhaupt schon angestellt wurde, ist sie zu Gunsten der causalen Kräfte ausgefallen. Man würde also auch ohne die oben angestellten speciellen Untersuchungen eine phyletische Lebenskraft in Abrede stellen müssen, und dies um so mehr, als ihre Annahme von der grössten Tragweite ist, indem sie den Verzicht auf die Begreiflichkeit der organischen Welt in sich einschliesst. Wir schneiden uns damit die Möglichkeit einer mechanischen d. h. gesetzmässigen Erklärung der organischen Welt von vornherein ab. Dies aber heisst nichts Anderes, als Verzicht auf jede weitere Forschung. Denn was ist Naturforschung anders, als der Versuch, den Mechanismus nachzuweisen, durch den die Erscheinungen der Welt zu Stande kommen? Da wo dieser Mechanismus aufhört, ist keine Naturforschung mehr möglich, dort hat allein noch die Philosophie zu sprechen.

Diese Auffassung vertritt ja schon in sehr bestimmter Weise der bekannte Ausspruch von Kant: »Da wir nun in keinem Falle a priori wissen können, wie viel der Mechanism der Natur als

Mittel zu jeder Endabsicht in derselben thue und wie weit die für uns mögliche, mechanische Erklärungsart gehe«, so muss die Naturwissenschaft allerwärts die mechanischen Erklärungsversuche so weit als möglich treiben. Auch wird diese Verpflichtung der Naturwissenschaft selbst von Solchen zugegeben, welche einen grossen Nachdruck auf die Nothwendigkeit der Annahme eines zweckthätigen Princips legen. So sagt Carl Ernst von Baer, dass wir kein Recht haben, »von den einzelnen Vorgängen der Natur, auch wenn sie augenscheinlich zu einem Resultate führen, zu behaupten, irgend ein Denkendes habe diesen Zweck bei sich entwickelt. Der Naturforscher muss immer mit dem Einzelnen anfangen und mag dann später fragen, ob sämmtliche Einzelheiten ihn zu einem allgemeinen, letzten, wollenden und zwecksetzenden Grunde führen*)«.

Wenn wir nun also schon allein aus diesen principiellen Gründen das Recht nicht haben, zur Erklärung von Einzelerscheinungen eine zweckthätige Kraft, eine phyletische Lebenskraft anzunehmen, und damit die Möglichkeit einer physikalischen oder mechanischen Erklärung, und dies heisst nichts anderes als die einer naturwissenschaftlichen aufzugeben, so soll damit doch gewiss nicht behauptet werden, die Entwicklung der organischen Welt sei heute schon als mechanischer Vorgang begriffen. Wir bescheiden uns vielmehr dabei, zu sagen, die Wahrscheinlichkeit, dass auch die Vorgänge der organischen Natur, gleich denen der anorganischen auf rein causalen Kräften beruhen, sei sehr gross, und so dürfe der Versuch, auch diese auf mechanische Principien zurückzuführen, nicht aufgegeben werden. Es liegt kein Grund vor, auf die Möglichkeit einer mechanischen Erklärung zu verzichten, und deshalb darf der Naturforscher nicht darauf verzichten, deshalb ist die Annahme einer phyletischen Kraft dem Naturforscher so lange nicht gestattet, als nicht evident nachgewiesen wird, dass die Erscheinungen ohne eine solche Annahme niemals verstanden werden können.

Man halte mir nicht entgegen, dass ja auch für die Erklärung des individuellen Lebens lange Zeit eine Lebenskraft angenommen worden sei, als man noch nicht thatsächliches Material

*) Reden und kleinere Aufsätze, Theil II: Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. Petersburg 1876. S. 81.

genug unter den Füssen fühlte, um die Herleitung der Lebenserscheinungen aus physikalischen Kräften wagen zu können. Es ist wohl heute nicht mehr fraglich, dass diese Annahme ein nutzloser Irrthum, d. h. ein falscher Weg war. Sicherlich ein damals sehr entschuldbarer, denn der Stand der Frage war wegen der ungleich mangelhafteren Basis von Thatsachen ein ganz anderer als heute bei der analogen Frage nach den Ursachen der Stammes-Entwicklung. So leicht es auch heute ist, diese Annahme als eine unberechtigte nachzuweisen, so war sie doch in dem Sinne damals berechtigt, als sie dem damaligen Stande der Erkenntniss entsprach. War doch zu jener Zeit kaum eine der zahlreichen Brücken geschlagen, welche die anorganische mit der organischen Natur heute in Verbindung setzen, und so war die Vermuthung wohl naheliegend genug, dass das Leben auf Kräften beruhe, welche ausserhalb des Lebendigen nicht vorkommen.

Jedenfalls kann man es den Philosophen jener Zeit nicht verargen, wenn sie die Lücken der augenblicklichen Erkenntniss durch unbekannte Kräfte auszufüllen und auf diese Weise ein geschlossenes System herzustellen suchten. Die Aufgabe der Philosophie ist eine andere, als die der Naturforschung; sie strebt danach, zu jeder Zeit dem augenblicklichen Stande der Erkenntniss entsprechend eine vollständige, geschlossene Weltanschauung aufzustellen. Die Naturforschung dagegen hat es nur mit der Sammlung dieser Erkenntnisse selbst zu thun, sie braucht deshalb nicht stets abzuschliessen, ja sie kann eigentlich niemals abschliessen, weil sie niemals mit der Lösung aller Probleme zu Stande kommen wird, sie darf aber nicht Fragen blos deshalb, weil sie noch nicht vollständig gelöst sind, für unlösbar erklären und das thut sie, sobald sie auf die Möglichkeit einer mechanischen Erklärung verzichtet durch Herbeiziehung eines metaphysischen Princips.

*) Selbstverständlich soll damit nicht gesagt sein, dass es dem Naturforscher nicht anstehe, über die Erforschung der natürlichen Vorgänge d. h. der Natur hinauszugehen und nicht nur diese zusammenzufassen, sondern auch zu einer eigentlichen Welt-Auffassung zu verarbeiten; vielmehr ist dies erwünscht und nothwendig, wenn die Naturerkenntnisse in ihrem wahren Werthe aufgefasst werden sollen. Der Naturforscher wird aber eben damit Philosoph und so floss auch die Lebenskraft der sog. „Naturphilosophen" nicht aus dem Bedürfniss der Naturforschung, sondern aus dem der Philosophie.

Dass dies der richtige Weg naturwissenschaftlicher Forschung ist, lässt sich grade an der Beseitigung der (ontogenetischen) Lebenskraft erkennen. Niemand nimmt sie mehr an, seitdem man von der blossen Speculation auf die Erforschung der Naturvorgänge zurückgekommen ist, und doch ist weder ihre Nichtexistenz erwiesen, noch sind wir im Stande zu beweisen, dass alle Erscheinungen des Lebens sich rein nur aus physikalisch-chemischen Vorgängen herleiten lassen müssen, geschweige denn, dass wir sie wirklich alle davon herleiten könnten. Auch von Baer spricht es aus, »dass die Abschaffung der Lebenskraft ein bedeutender Fortschritt ist, die Reduction der Lebenserscheinungen auf physikalisch-chemische Vorgänge, obgleich dieselbe ja noch viele Lücken enthält«. Er selbst weist darauf hin, wie unendlich weit wir noch davon entfernt sind, die Vorgänge, durch welche der befruchtete Dotter eines Hühnereies zum Hühnchen wird, auf physikalische Vorgänge zu reduciren.

Woher kommt es also, dass wir Alle die Ueberzeugung hegen, eine solche vollständige Reduction werde mit der Zeit möglich werden, oder wenn auch dieses nicht, die Entwicklung des Individuums beruhe dennoch lediglich auf denselben Kräften, welche auch ausserhalb der Organismen thätig sind? Weshalb verwerfen wir die »Lebenskraft«?

Einfach deshalb, weil wir keinen Grund zu der Annahme sehen, dass die bekannten Kräfte nicht zur Erklärung der Erscheinungen genügen sollten, und weil wir uns solange für nicht berechtigt halten, zweckthätige Kräfte anzunehmen, als wir noch hoffen können, dereinst eine mechanische Erklärung durchzuführen.

Wenn es aber nicht nur erlaubt, sondern sogar geboten erschien, die ontogenetische Lebenskraft in bekannte Kräfte aufzulösen und den Nachweis des Mechanismus anzutreten, der das individuelle Leben hervorbringt, warum sollte es nicht ebensowohl geboten sein, die jede tiefere Einsicht erstickende Annahme einer phyletischen Lebenskraft fallen zu lassen und den Nachweis anzutreten, dass auch hier mechanische Kräfte in ihrem Zusammenwirken die ganze wunderbare Erscheinungsfülle der organischen Welt hervorgebracht haben?

Allerdings erfolgte die Beseitigung der alten Lebenskraft zunächst durch neue Erkenntniss von Thatsachen, durch die Erkenntniss, dass dieselben Stoffe den organischen Körper zusammensetzen, welche auch ausserhalb desselben vorkommen, durch die Entdeckung Wöhler's und seiner Nachfolger, dass Produkte des Stoffwechsels künstlich dargestellt werden können, kurz auf Erfahrungen, welche beweisen, dass mindestens ein Theil der Lebensprocesse von bekannten Kräften beherrscht wird.

Aber haben wir denn auf dem Gebiete der Entwicklung der organischen Welt nicht ganz analoge Nachweise für die Wirksamkeit bekannter Kräfte? Ist die Variabilität aller Formentypen nicht eine Thatsache und muss diese nicht unter dem Einflusse der Naturzüchtung und Vererbung zu dauernden Abänderungen führen? Ist nicht auf diese Weise das Problem glücklich gelöst worden, »die Zweckmässigkeit als Resultat zu erklären, ohne sie dabei als Princip zu Hülfe zu nehmen«? Allerdings haben wir den Process der Naturzüchtung nicht direkt mit Augen von Anfang bis Ende ablaufen sehen, aber es hat auch noch Niemand direkt wahrgenommen, wie die Eigenwärme des thierischen Körpers durch die im Blute und den übrigen Geweben ablaufenden Verbrennungsprocesse zu Stande kam und dennoch glaubt man dieselbe mit Sicherheit hierauf und nicht auf eine »Lebenskraft« beziehen zu müssen.

Allerdings sind nun die ebengenannten Darwin'schen Principien der Transmutation noch keine einfachen Naturkräfte, wie die der Entwicklung des Individuums zu Grunde liegend gedachten chemisch-physikalischen Kräfte, und es ist a priori nicht zu sagen, ob nicht in einem von ihnen, etwa der Variabilität oder der Correlation neben physischen Kräften auch noch ein metaphysisches Princip verborgen liegt. In der That ist neuerdings von Eduard von Hartmann*) behauptet worden, die Selectionstheorie sei keine mechanische Erklärungsweise, denn sie setze sich nur zum Theil aus mechanischen, zum andern Theil aber aus zweckthätigen Kräften zusammen.

So muss denn zunächst untersucht werden, ob diese Behauptung haltbar ist.

*) Wahrheit und Irrthum im Darwinismus. Berlin 1875.

I. Sind die Principien der Selectionstheorie mechanische?

Eduard von Hartmann kann wohl vor Andern verlangen, dass seine Ansichten auch von Naturforschern geprüft und erwogen werden. Mit Recht wird er zu denjenigen Philosophen gezählt, welche mit einer vielseitigen naturwissenschaftlichen Ausrüstung an diese Fragen herantreten. Dennoch lässt sich grade an seinem Beispiel erkennen, wie schwierig, ja stellenweise gradezu unmöglich es ist, die von der Naturforschung gelieferten Thatsachen in ihrem wahren Werthe zu erkennen, wenn man eben nur die Resultate in sich aufzunehmen strebt, ohne die Methode ihrer Erlangung selbst ausgeübt, ohne also auf einem der berührten naturwissenschaftlichen Gebiete durch eigene Forschung vollständig zu Hause zu sein. Mir scheint wenigstens, dass die Bestreitung des rein mechanischen Werthes der Darwin'schen Umwandlungsfactoren zum grossen Theil auf unrichtiger Taxirung der naturwissenschaftlichen Thatsachen beruht, mit welchen operirt werden muss. Freilich ist überhaupt nicht zu verkennen, dass schon die ganze philosophische Auffassung der Welt, wie sie v. Hartmann in seiner »Philosophie des Unbewussten« niedergelegt hat, einer unbefangenen Abschätzung der naturwissenschaftlichen Thatsachen und der Verwerthung derselben in mechanischem Sinne nicht grade günstig sein kann.

Variabilität, Vererbung und vor Allem die Correlation werden von Hartmann als nicht rein mechanische Principien betrachtet und in ihnen ein metaphysisches, zweckthätiges Princip angenommen.

Was zuerst die Variabilität betrifft, so bemüht sich von Hartmann zu zeigen, dass nur die gänzlich schrankenlose und unbegrenzte Variabilität eine zureichende Voraussetzung sei für das Zustandekommen der erforderlichen, nützlichen Anpassungen durch Auslese im Kampfe ums Dasein. Diese existire aber nicht, vielmehr finde sich nur ein Variiren in bestimmter Richtung (in dem Sinne Askenasy's), und dieses könne nichts Anderes sein, als der Ausfluss eines innern Entwicklungsgesetzes, d. h. einer phyletischen Lebenskraft.

Diese Deduction scheint mir in doppelter Weise irrig. Einmal ist es nicht richtig, dass eine gänzlich schrankenlose Variabilität Postulat der Selectionstheorie sei, und zweitens bedingt die Anerkennung einer in gewissem Sinne »bestimmt gerichteten« Variabilität durchaus nicht die Annahme einer phyletischen Lebenskraft.

Eine schlechthin unbestimmte, nach allen möglichen Richtungen gleichmässig vertheilte Variation soll nothwendig für die Selectionstheorie sein, weil nur dann die Variabilität die sichere Garantie dafür biete, »dass auch die unter den gegebenen Lebensbedingungen zur vollkommnen Anpassung erforderliche Variante nicht fehlen wird«. Dabei ist aber übersehen, dass die neuen Lebensbedingungen, an welche die Anpassung stattfinden soll, so wenig starr und unveränderlich sind, als der Organismus selbst, dass es sich bei jedem Umwandlungsfall nicht darum handelt, einen Organisationstypus in vorher unwandelbar fest bestimmte, neue Lebensbedingungen, wie in ein Procrustes-Bett hineinzupressen, dass die Anpassung keine einseitige, sondern eine gegenseitige ist, dass eine Art sich gewissermassen ihre neuen Lebensbedingungen selbst aussucht, entsprechend den ihrem Organismus möglichen d. h. den thatsächlich vorkommenden Variationen. Ich wähle ein Beispiel, von welchem wohl auch von Hartmann zugeben wird, dass es sich nur durch Naturzüchtung verstehen lässt, einen Fall von Nachäffung (Mimicry). Gesetzt es flöge unter den Heliconiden Südamerika's eine Weisslingsart, welche weder in Gestalt, noch Zeichnung, noch Färbung einige Aehnlichkeit mit diesen vor Feinden geschützten Schmetterlingen hätte, wer würde läugnen, dass es dieser Art sehr nützlich sein müsste, die Form und Färbung einer Heliconide anzunehmen

und sich dadurch in neue, den bisherigen Nachstellungen ihrer Feinde entzogene Lebensbedingungen zu begeben? Wenn aber die physische Natur der betreffenden Weisslingsart das Vorkommen heliconidenartiger Variationen ausschliesst, geht nun aus dieser Unfähigkeit, sich grade diesen neuen Lebensbedingungen anzuschmiegen schon der Untergang dieser Art hervor? Kann ihre Existenz nicht auch auf andre Weise gesichert, kann nicht allein schon durch grosse Fruchtbarkeit die Zerstörung zahlreicher Individuen durch Feinde compensirt werden? nicht zu reden von den zahlreichen andern Möglichkeiten, durch welche die Zahl der überlebenden Individuen vermehrt, also die Existenz der Art befestigt werden könnte. Auch ist dies Beispiel nicht einmal willkürlich gewählt; es gibt thatsächlich in den Heliconiden-Districten eine Menge von Weisslingen, welche nicht die schützende Färbung dieser widrig schmeckenden Familie besitzen. Es handelt sich also bei der Annahme dieser neuen Lebensbedingungen nicht um Sein oder Nichtsein, sondern nur um Bessersein! Nicht jede Weisslingsart kann sich ihnen fügen, weil nicht jede die erforderlichen Farben-Variationen hervorbringt, aber diejenige, welche es kann, thut es auch, weil sie dadurch besser geschützt ist, als sie vorher war. Und so wird es überall sein! Dementsprechend finden wir überall, wo geschützte, Immunität vor Feinden geniessende Insekten vorkommen, auch Nachäffer derselben, bald nur einzelne, bald mehrere, meist aus sehr verschiednen Insektengruppen, entsprechend der schon vor dem Beginn des Anpassungs-Processes vorhandnen allgemeinen Aehnlichkeit und der durch die physische Natur der betreffenden Arten gegebenen Variations-Möglichkeiten.

In der ersten Abhandlung dieses Heftes wurde nachgewiesen, dass bei gewissen Schwärmerraupen heute noch ein Anpassungs-Process sich vollzieht, darauf beruhend, dass zwar die junge Raupe durch das Blattgrün ihres Körpers sehr gut geschützt ist, dass diese Färbung aber nicht mehr genügt, das Thier zu verbergen, sobald dasselbe über Blattlänge hinauswächst. Alle diese Raupen — es ist eine ganze Reihe von Arten — nimmt nun bei zunehmender Grösse die Gewohnheit an, sich bei Tage am Boden zu verbergen, und nur bei Nacht zu fressen. Dadurch werden also neue Lebensbedingungen gesetzt, die

sogar zwingende sind d. h. die nicht ohne Gefährdung der Art-Existenz aufgegeben werden könnten. Diesen neuen Bedingungen entsprechend hat nun ein Theil dieser Arten das grüne Jugendkleid abgelegt und dafür eines der dunkeln Umgebung des bei Tage versteckten Thieres entsprechende braune Färbung angenommen — bei einer Art heute schon in beinahe allen Individuen, bei andern nur bei einem grösseren oder geringeren Bruchtheil derselben. Gesetzt nun aber, es befände sich unter diesen Arten eine, deren physische Natur braune Farbennüancen nicht hervorbringen könnte, müsste nun deshalb schon die Art untergehen? Wäre es nicht denkbar, dass der Mangel der Farbenanpassung durch besseres Verstecken, z. B. durch Einwühlen in die Erde compensirt würde, oder aber durch grössere Fruchtbarkeit der Art oder durch Ausbildung eines Widrigkeitszeichens, falls die Art ungeniessbar wäre, oder Entwicklung einer Schreckzeichnung? Mit andern Worten, könnte die Raupe die gegebene neue Lebensbedingung des Verstecktseins bei Tage nicht selbst so modificiren, wie es den in ihrer physischen Natur gegebenen Variations-Möglichkeiten entspricht?

Thatsache ist es, dass bei einer dieser Arten die grüne Farbe unverändert beibehalten wird, trotz der veränderten Lebensweise, und diese Art ist da wo sie vorkommt trotz der Nachstellungen der Entomologen immer noch häufig (Deilephila Hippophaes); allerdings aber versteckt sie sich wohl besser und tiefer, als andre, durch ihre braune Färbung schon schwer sichtbare Arten z. B. Sphinx Convolvuli. Bei einer andern Art wird die auffallende gelbgrüne Färbung ebenfalls in der Mehrzahl der Individuen beibehalten, aber diese Art wühlt sich bei Tage in die lockere Ackerkrume ein (Ach. Atropos).

Man wird mir einwerfen, es gäbe doch auch Veränderungen der Lebensbedingungen, die zwingend eintreten, denen sich die betroffene Art nicht entziehen könne, sondern bei welchen die Anpassung nothwendig erfolgen muss, wenn nicht Untergang eintreten soll.

Ganz gewiss gibt es solche zwingende Lebensbedingungen und es ist ja auch kein Zweifel, dass viele Lebeformen untergegangen sind durch Aussterben, nicht durch Umwandlung. Ich glaube indessen, dass sie sehr viel seltner eintreten, als man auf den ersten Blick anzunehmen geneigt ist. Im Allgemeinen stellen die Alter-

native der sofortigen Umwandlung oder des Untergangs nur solche Aenderungen der Lebensbedingungen, welche sehr rasch eintreten. Das plötzliche Eintreffen eines neuen, übermächtigen Feindes, wie es der Mensch ist, hat nicht nur der Dronte und der Steller'schen Sehkuh, sondern noch gar vielen Arten den Untergang gebracht oder wird ihn noch bringen. Wenn in Amerika alljährlich hunderttausend Morgen Urwald abgeholzt werden, so werden damit zugleich die Lebensbedingungen einer zahlreichen Thier- und Pflanzenwelt so plötzlich verändert, dass sie keine Wahl haben, sondern untergehen müssen.

Solche plötzliche Aenderungen der Lebensbedingungen treten aber in der nicht vom Menschen beherrschten Natur, traten also vor Allem in früheren Epochen der Erdgeschichte wohl nur sehr selten ein.

Auch die klimatischen Aenderungen, welche man wohl am ersten noch als solche ansehen möchte, die zu einer Abänderung in einer, bestimmten Richtung zwingen, traten sicherlich stets so langsam ein, dass die Arten Zeit hatten, sich in dieser oder jener Richtung, wie es eben die möglichen Variationen ihrer physischen Natur erlaubten, den Verhältnissen anzupassen — oder aber auszuwandern.

Es scheint mir deshalb nicht richtig, dass die Variabilität eine »schlechthin unbestimmte« sein müsse, um ihre Rolle in der Selectionstheorie Darwin's zu erfüllen und ebensowenig scheint mir dafür ihre »Unbegrenztheit« nothwendig zu sein. Hartmann meint, dass nur die unbegrenzte Variabilität die Garantie biete, dass auf dem von Darwin angenommenen Wege der allmäligen Transmutation vermittelst der Auslese im Kampf ums Dasein jeder noch soweit vom Ausgangspunkt divergirende Typus auch wirklich erreicht werde«.

Wer hat aber jemals behauptet, dass jeder Typus von jedem Punkte aus erreicht werden könne? oder wenn Jemand eine solche Tollheit wirklich sollte behauptet haben, wer möchte nachweisen, dass ihre Annahme für die Selectionstheorie eine Nothwendigkeit sei? Wir sehen nirgends in der Systematik Anhaltspunkte dafür. Wenn aber Hartmann sich die für Darwin postulirte »unbegrenzte« Variabilität so vorstellt, »dass sie an und für sich unbegrenzt ist und die Grenzen ihrer Ausschreitung nach einer bestimm-

ten Richtung nicht in sich, sondern nur in äussern Hindernissen findet«, so denkt er sich die Variabilität als etwas Selbstständiges, gewissermassen dem thierischen Körper Hinzugefügtes, nicht aber als ein blosses Wort für die Bezeichnung des Schwankenden in der Ausführung des Organismentypus. Wenn man aber die Variabilität in letzterem, dem eigentlichen, naturwissenschaftlichen Sinne auffasst, so ist sie durchaus nicht »quantitativ unbegrenzt«, auch sind ihr die Grenzen nicht blos durch äussere Momente gezogen, sondern durch wesentlich innere, d. h. in der physischen Natur des Organismus begründete. Darwin hat dies ja schon sehr schön nachgewiesen in seinen Untersuchungen über die Correlationen der Organe und Organsysteme des Körpers. Die im Körper wirkenden Kräfte stehen im Gleichgewicht, um mich eines Bildes zu bedienen; verändert sich ein Organ, so bedeutet dies eine Verschiebung der Kräfte, und die Gleichgewichtslage muss nun durch Veränderungen in andern Theilen hergestellt werden, die wiederum andere Veränderungen nach sich ziehen u. s. w. Darin liegt aber der Grund, dass die primäre Veränderung über eine bestimmte Grösse nicht hinausgehen kann, soll nicht die Herstellung der Gleichgewichtslage ganz unmöglich werden.

Dies ist nur ein Bild und es fällt mir nicht ein, behaupten zu wollen, wir seien heute schon im Stande, für irgend einen Fall dieses Bild in mathematische Formeln umzusetzen und nachzuweisen, wie stark ein Organ bei einer Art abändern könne, ehe eine definitive Zerrüttung der innern Harmonie des Körpers eintritt. In dem Unvermögen solchen Nachweises scheint mir aber kein genügender Grund zu liegen, die Variabilität als den Ausfluss einer zweckthätigen Kraft zu fassen, als eine »innere, gesetzmässige Variationstendenz«. Ich finde es im Gegentheil sehr leicht begreiflich, dass wir hier die Vorgänge der Natur nur sehr langsam im Einzelnen zu analysiren lernen, weil sie nothwendigerweise sehr complicirt sind. Es scheint mir deshalb ein ganz nutzloser Einwurf, wenn Wigand in diesem Sinne geltend macht, dass »die Stachelbeere seit 1852 keine Vergrösserung mehr erfahren hat, obwohl nicht einzusehen wäre, warum sie nicht auch die Grösse eines Kürbis erreichen sollte, wenn die Variabilität nicht innerlich begrenzt wäre«. Es mag wohl sein, dass dies vorläufig »nicht einzusehen ist«, nichtsdestoweniger

aber berechtigt uns dies nicht, es auf Rechnung einer hypothetischen »Variationskraft« zu setzen, welche nun einmal nicht zugeben will, dass die Stachelbeere Kürbisse übertrifft, sondern wir dürfen und müssen daran festhalten, dass es das Gegen- und miteinander- Wirken der bekannten Kräfte ist, welche der Vergrösserung dieser Frucht Schranken setzt.

Bei einfacheren Verhältnissen können wir übrigens die Ursachen solcher Wachsthumsschranken ganz wohl erkennen. Schon vor mehreren Decennien hat Leuckart dargelegt, in wie genauer Beziehung das Verhältniss von Volumen und Oberfläche zu der Organisations-Höhe eines Thieres steht. Für Thiere kugliger Form genügt die Oberfläche zur Respiration vollkommen, solange sie von mikroskopischer Kleinheit sind. Ein solcher Organismus kann aber nicht beliebig vergrössert werden, weil dann das Verhältniss der Oberfläche zum Volumen ein ganz anderes wird, die Oberfläche wächst im Quadrat, das Volumen aber im Kubus, so dass sehr bald die Oberfläche der ungleich stärker wachsenden Körpermasse nicht mehr genügende Athmung bieten kann. Diese Art von Beschränkung kann keineswegs gleichgestellt werden jener rein äusserlichen, welche sich z. B. darin zeigen würde, dass einer ins Ungemessene fortgehenden Verlängerung der Schwanzfedern des Paradiesvogels dadurch vorgebeugt wurde, dass allzulange Federn den Flug behindern, solche Individuen mit allzulangen Federn demnach durch Naturzüchtung wieder ausgemerzt würden. Die Ursache ist vielmehr hier eine rein innere, in dem Gleichgewichte der den Organismus beherrschenden Kräfte gelegene.

Hartmann ist vollkommen im Rechte, wenn er behauptet, die Variabilität sei weder qualitativ noch quantitativ unbegrenzt. Sie ist in beiderlei Sinn begrenzt, und zwar in der Richtung wie in der Stärke, durch die in jedem specifischen Organismus in etwas anderer Weise gegebene Mischung der physikalisch-chemischen Kräfte, durch die physische Natur einer jeden Lebensform. Er irrt aber, wenn er die völlige Schrankenlosigkeit der Variabilität für ein nothwendiges Postulat der Selectionstheorie erklärt und ebenso wenn er aus der allerdings vorhandnen Beschränkung der Variabilität schon auf ein zweckthätiges Princip schliesst. Es gibt »Variationstendenzen«, aber nicht

im Sinne einer zweckthätigen Kraft, sondern als Ausflüsse der verschiednen physischen Constitution der Arten, welche ungleiche Reaction auf gleiche äussere Reize nothwendig mit sich bringt, wie dies unten noch im Näheren dargethan werden soll.

Darin liegt allerdings eine Aenderung der ursprünglichen Darwin'schen Annahme einer unbegrenzten, richtungs- und schrankenlosen Variation. Aber auch Darwin hat später der Ansicht zugestimmt, dass die Qualität der Variationen wesentlich durch die Natur des Organismus bedingt wird*).

Ich wende mich zur Betrachtung des zweiten Factors der Selectionslehre, zu der Vererbung. Auch diese soll nach Hartmann kein mechanisches Princip sein. Darwin sei selbst jetzt überzeugt worden, wie sehr die Wahrscheinlichkeit gegen die erbliche Erhaltung von Abänderungen spricht, welche, mögen sie nun schwach oder stark ausgesprochen sein, nur in einzelnen Individuen auftreten, d. h. welche sogenannte »zufällige« Veränderungen sind und nicht Ausfluss eines dirigirenden Entwicklungsprincips. »Da nun aber bei den zahllosen möglichen Richtnngen einer unbestimmten Variabilität die nützlichen Abweichungen immer nur in einzelnen Fällen auftreten können, so hat Darwin mit diesem nachträglichen Eingeständniss eine unerlässliche Voraussetzung seiner Selectionstheorie selbst widerrufen« u. s. w. Deshalb muss denn also eine »planvoll-gesetzmässige, von innen heraus wirkende Variationstendenz« angenommen werden, welche gleichzeitig eine grössere Anzahl von Individuen ergreift, um die an sich unwahrscheinliche Vererbung zu sichern«.

Aber selbst bei der von dem Verfasser zu Grunde gelegten schrankenlosen Variabilität darf keineswegs gefolgert werden, dass nützliche Abweichungen immer nur in einzelnen Individuen auftreten können. Bei der ganzen, grossen Kategorie der quantitativen Abweichungen ist dies sogar stets umgekehrt. Handelt es sich um die Verlängerung eines Theils, so wird stets eine grosse Masse von Individuen die nützliche Abweichung besitzen, da es dabei eben nicht auf eine absolute Ver-

*) Entstehung der Arten. 4. deutsche Auflage S. 19. 5. englische Auflage Seite 8.

grösserung ankommt, sondern nur darauf, dass der betreffende Theil länger ist, als bei andern Individuen.

Kommen aber qualitative Abänderungen in Betracht, so fragt es sich, ob Darwin's »nachträgliches Eingeständniss« nicht zu weit geht. Solche Berechnungen, wie sie die North British Review in jenem von Darwin angezogenen Artikel vom März 1867 aufstellt, sind doch sehr trügerisch, da wir gar kein Mittel haben, die Stärke des Schutzes, welchen eine nützliche Abweichung gewährt, zu messen, somit auch kaum mit irgend welcher Sicherheit berechnen können, bei einem wie hohen Procentsatz von Individuen eine Abänderung gleichzeitig auftreten muss, damit dieselbe Aussicht hat, auf die folgende Generation übertragen zu werden. Wenn unsere blaue Feldtaube überhaupt im Polarklima existiren könnte und man hätte die Macht, sie allmälig, nicht plötzlich und in wildem Zustand jenen Regionen zuzuführen, wer wollte daran zweifeln, dass sie die weisse Farbe aller Polarthiere annähme? Und doch treten unter den wilden Felstauben weisse Variationen nicht häufiger auf, als bei der Schwalbe, Krähe oder Elster. Oder müsste die weisse Farbe der Polarthiere, die gelbe der Wüsten-, die grüne der auf Blättern lebenden Thiere stets auf eine »planvoll gesetzmässige, von innen herauswirkende, bestimmte Variationstendenz« bezogen werden, welche es mit sich brächte, dass eine »grössere Anzahl von Individuen« in der gleichen Weise variirten?

Ein Gran Wahrheit ist auch hierin: ganz vereinzelt auftretende Variationen haben wohl wenig Aussicht, zu herrschenden Charakteren zu werden, und dies ist es offenbar, was Darwin zugestanden hat.

Dies ist aber keineswegs gleichbedeutend mit der Annahme, dass nur solche Variationen Aussicht auf Bestand haben, welche von vornherein bei zahlreichen Individuen auftreten. Halten wir uns an die Thatsachen! Wir haben nicht den geringsten Grund, die weisse Farbe der Polarthiere als direkte Einwirkung der Kälte zu betrachten, so wenig als die grüne Farbe der auf Blättern lebenden Raupen auf direkter Einwirkung des Sitzens auf Blättern beruht: beide Charaktere finden ihre Erklärung nur durch die Annahme von Naturzüchtung, und wiederum Nichts spricht für die Annahme — welche Hartmann für das Gelingen des Processes

postulirt — dass zu gleicher Zeit viele Individuen in Weiss variirten. Wir kennen keine einzige ausserpolare Art von dunkler Farbe, welche häufig d. h. in jeder Generation und in vielen Individuen in Weiss variirte, wohl aber kennen wir zahlreiche Arten, welche von Zeit zu Zeit einzelne weisse Individuen hervorbringen. Wenn wir nun auf der andern Seite finden, dass alle polaren Thiere, denen die weisse Färbung von Nutzen ist, dieselbe auch besitzen, und zwar lauter Arten, deren nächste Verwandte nur ganz vereinzelt in Weiss variiren, müssen wir nicht daraus allein schon schliessen, dass auch vereinzelte Variationen unter günstigen Bedingungen zu herrschenden Charakteren werden können?

Mir scheint, dass man in dieser Frage auch von Seite der Anhänger der Selectionstheorie ein wichtiges Moment zu wenig berücksichtigt hat, nämlich die oben schon betonte Langsamkeit der meisten und vor allem auch der klimatischen Aenderungen. Wenn die Umwandlung eines gemässigten in ein arktisches Klima so rasch einträte, dass die ihr ausgesetzten Arten der Alternative gegenüberständen, entweder in zehn oder zwanzig Generationen weiss zu werden, oder aber existenz-unfähig, so könnte nur die schleunige Intervention einer zweckthätigen Kraft sie dadurch vor dem Untergang retten, dass sie in aller Schnelligkeit gleich hunderttausende von Individuen umfärbte. Ganz anders aber steht die Sache, wenn die Umwandlung des Klimas sich erst im Laufe mehrerer Tausende von Generationen vollzieht, wie es ja nach den Ergebnissen der Geologie thatsächlich der Fall gewesen sein muss.

Nehmen wir ein bestimmtes Beispiel, ein sehr bekanntes, den Hasen. Er bleibt bei uns im Winter braun und bringt nur selten weisse Variationen hervor, während sein Vetter, der Alpenhase, während sieben Monaten des Jahres weiss ist, der Hase von Norwegen während neun Monaten, der von Grönland das ganze Jahr hindurch. Wenn unser Klima in der Umwandlung in ein arktisches begriffen wäre, so würde nach bestimmter Zeit zuerst ein Moment eintreten, in welchem die alte Färbung keinen Vorzug mehr besässe vor der gelegentlich und vereinzelt vorkommenden weissen Variation; die Wintertage mit schneebedecktem Boden wären nun so zahlreich geworden, dass der Schutz, den sie dem weissen Thier gewähren, dem Schutz gleichkommt, dessen sich die braunen In-

dividuen an den gleich zahlreichen schneefreien Tagen erfreuen. Von diesem Momente an werden die im Winter weissen Hasen nicht stärker mehr von Füchsen u. s. w. decimirt werden, als die braunen. Dieser Moment muss aber in Form eines oder mehrerer Jahrhunderte vorgestellt werden, und es müsste seltsam zugehen, wenn von den einzelnen, jetzt gleich existenzfähigen weissen Hasen nicht einzelne weisse Familien gegründet werden sollten. Allmälig aber wendet sich das Blatt noch mehr nach der andern Seite, die braunen Hasen werden stärker decimirt, und wo überhaupt schon weisse Familien sind, besitzen diese einen Vortheil im Kampfe ums Dasein. Daraus folgt noch nicht, dass nun die dunkeln Individuen sofort ausgerottet werden müssen, im Gegentheil, der Vortheil auf Seite der weissen ist lange Zeiträume hindurch nur ein geringer, dieselben werden auch nur langsam sich zu einem höheren Procentsatz der Gesammtbevölkerung hinaufarbeiten, trotzdem aber muss ihre Anzahl stetig, wenn auch sehr langsam zunehmen. Mit der Zeit aber muss diese Zunahme rascher wachsen und zwar aus doppeltem Grunde, einmal weil auch ein sehr geringer Vortheil mit der wachsenden Individuenzahl immer zahlreichere Individuen Sieger bleiben lässt, dann aber, weil in dem Masse, als das Klima sich dem arktischen nähert, der Vortheil, weiss zu sein, immer entscheidender dafür wird, wer leben und wer untergehen soll.

So sehe ich durchaus keinen Grund, warum nicht vereinzelte, individuelle Variationen, sobald sie eben nicht nur ein einziges Mal auftreten, sondern sich im Laufe der Generationen öfter wiederholen, unter günstigen Verhältnissen zur Herrschaft gelangen sollten.

Damit stimmen auch alle Thatsachen. Grade auch der gemeine Hase zeigt uns, dass er wohl fähig sein würde, sich in gleicher Weise umzufärben. Im östlichen Russland besitzt derselbe einen hellgrauen, fast weissen Winterpelz, und Seidlitz*) theilt uns die interessante Beobachtung mit, dass solche helle Exemplare auch in Livland einzeln vorkommen, wo »der gemeine Hase erst seit dem Anfange des Jahrhunderts einheimisch geworden ist«.

*) Die Darwin'sche Theorie, Dorpat 1875.

Wie ich aber oben schon hervorgehoben habe, liegt auf Seite der Lebensbedingungen kein Grund zu der Annahme rascherer Umwandlungen vor; denn die Veränderung der Lebensbedingungen wird beinahe immer eine äusserst langsame gewesen sein, ja in sehr zahlreichen Fällen wird überhaupt gar keine objective Veränderung derselben eingetreten sein, sondern blos eine subjective, wenn man diejenigen Fälle so bezeichnen darf, bei welchen die Veränderung der Lebensbedingungen auf einer Veränderung der sich umwandelnden Thierform beruht, nicht aber auf einer Veränderung der umgebenden Natur. So in dem oben angeführten Falle von Mimicry, wo die ganze Veränderung der Lebensbedingungen darin besteht, dass eine Art einer andern ähnlich wird. Der Process der Naturzüchtung hatte hier beliebig lange Zeiträume zur Verfügung.

Ganz ähnlich wird es sich bei allen speciellen Farben- und Formanpassungen zum Behufe des Schutzes verhalten. Bei allen diesen handelt es sich immer nur um ein Bessersein, nicht um die Frage: Sein oder Nicht-Sein.

Grade derartige Fälle sind aber am geeignetsten, das höchst Unwahrscheinliche und Unzulängliche in der Annahme einer Variationstendenz als besonderer, zweckthätiger Kraft klar zu legen. Man braucht nur irgend einen bestimmten Fall von sympathischer Färbung, oder noch besser, von Nachäffung ins Auge zu fassen. Die »Variationstendenz« brächte es mit sich, dass eine grössere Zahl von Individuen dem anzustrebenden Vorbild ähnliche Variationen hervorbrächte, und dies — nach Hartmann wenigstens — auch in jeder der folgenden Generationen, so dass dadurch und in Verbindung mit Vererbung sich die nützliche Variation steigert. Wie kommt es aber, dass diese »Variationstendenz« in Ort und Zeit mit der Existenz des Vorbilds zusammentrifft? Durch Zufall, wenn beide keine gemeinsame Ursache haben? Das werden die Anhänger zweckthätiger Kräfte gewiss nicht zugeben; also bleibt nur die Annahme einer Leibniz'schen prästabilirten Harmonie, die es schon in den ersten organischen Keim hineinlegte, dass nach unzähligen Umwandlungen der organischen Form, noch Millionen von Jahrtausenden grade zu derselben Zeit am mittleren Amazonenstrom etwa eine ungeniessbare Heliconide entstand mit gewissen gelb, schwarz und weissen Zeichnungen auf den Flügeln,

und eine Weisslingsart an derselben Stelle des Erdballs die Tendenz entwickelte, dieser Heliconide als Vorbild nachzustreben!

Ausser dieser gewiss wenig empfehlenswerthen Annahme bliebe aber nur etwa noch die andere übrig, dass jede oder doch sehr viele Weisslings- und andere Schmetterlingsarten dieselbe heliconidenartige Variationstendenz in sich trügen und jederzeit und jedenorts zu entwickeln bestrebt wären, dass sie aber nur dort reüssirten, wo sie zufällig örtlich und zeitlich mit dem Vorbild zusammenträfen und so durch Naturzüchtung die »Tendenz« gefördert würde! Dem widersprechen aber die Thatsachen, denn solche nachahmende Variationen sind noch niemals in erkennbarer Weise bei andern Arten beobachtet worden!

Ganz ähnlich aber wird es sich bei allen als nützlich nachweisbaren Abänderungen verhalten, wenn ihre Entstehung durch Variationstendenzen erklärt werden soll.

Man sieht, dass die Einwürfe, welche Hartmann gegen die Vererbung vorbringt, im Grunde nur darthun sollen, dass der Process der Vererbung keine Sicherheit für die Erhaltung vereinzelt auftretender Abänderungen gewährt. Dass die Vererbung selbst ein mechanischer Process sei, wird direct nicht bestritten, es wird nur angenommen, dass neue Charaktere nur dann durch Vererbung übertragen werden könnten, wenn sie durch das metaphysische »Entwicklungsprincip« hervorgerufen, nicht aber, wenn sie »zufällig« entstanden sind. Somit richtet sich diese Kritik im Grunde nicht gegen die Vererbung, sondern wieder gegen den mechanischen Ursprung der Variabilität.

Hier hätte Hartmann geltend machen können, dass eine Zurückführung des Phänomens der Vererbung auf rein mechanische Ursachen, also eine mechanische Theorie der Vererbung zur Stunde noch fehlt. Dass er dies nicht that, beweist einerseits, dass er die Künste der Dialektik verschmähte, andrerseits aber lässt es vermuthen, dass auch er das Gesetzmässige im Grossen und Ganzen der Erscheinung nicht verkannt hat und die Möglichkeit, eine mechanische Erklärung derselben zu finden, zugibt. In der That, wenn die Vererbungsfähigkeit nicht auf einem Mechanismus beruhte, so wüsste ich nicht, welche Vorgänge des Lebens man überhaupt noch als mechanische aufzufassen berechtigt wäre; denn sie alle hängen aufs Innigste mit der Vererbung

zusammen, sind eines mit ihr und können isolirt von ihr nicht gedacht werden. Haeckel nennt sehr richtig die Fortpflanzung ein Wachsthum über das Mass des Individuums hinaus und führt damit die Erscheinungen der Vererbung auf diejenigen des Wachsthums zurück. Umgekehrt könnte man auch das Wachsthum eine Fortpflanzung nennen, denn dasselbe beruht auf einem unausgesetzten Vermehrungsprozess der den Organismus zusammensetzenden Zellen, von der Eizelle an bis zu den ungezählten Schaaren der verschiedenartig differenzirten Zellenarten eines hochentwickelten Thierleibes. Wer wollte verkennen, dass beide Vorgänge, die Fortpflanzung der Eizelle und ihrer Nachkommen beim Aufbau des Individuums und die Fortpflanzung der Individuen und Arten beim Aufbau der organischen Welt im Ganzen eine sehr genaue und keineswegs blos äusserliche Analogie aufweisen*)? Wer dies aber zugibt, muss auch beiden Vorgängen die gleichen Ursachen zu Grunde liegend denken und kann nicht für den einen causale Kräfte, für den andern zweckthätige annehmen. Wenn Ernährung und Zellvermehrung rein mechanische Processe sind, dann muss es auch die Vererbung sein. Wenn es auch bis jetzt noch nicht gelang, nachzuweisen, worin der Mechanismus hier beruht, so lässt sich doch im Allgemeinen wohl einsehen, dass dabei mit einem Minimum lebendiger organischer Substanz (z. B. dem Protoplasma der Samen- und Eizelle) gewisse Bewegungen übertragen werden, welche man als Entwicklungsrichtungen bezeichnen kann, wie ich dies früher schon kurz dargelegt habe**): Die Fähigkeit der Organismen, ihre Eigenschaften auf die Nachkommen zu übertragen, scheint mir nur so gedacht werden zu können, dass »dem Keim des Organismus durch die Mischung seiner Bestandtheile, d. h. durch seine chemisch-physikalische Zusammensetzung in Verbindung mit seiner Molekularstructur, eine ganz bestimmte Entwicklungsrichtung mitgetheilt wird, dieselbe Entwicklungsrichtung, wie sie der älterliche Organismus zu Anfang besessen hat . . .« (a. a. O. S. 24). Das ist nun freilich nicht mehr als eine Andeutung, und wir erfahren dadurch noch nicht, in welcher Weise man sich die Uebertragung der Entwick-

---

*) Vergleiche: Haeckel, Generelle Morphologie II, 107.

**) Ueber die Berechtigung der Darwin'schen Theorie. Leipzig 1868.

lungsrichtung zu denken habe, auf welchen mechanischen Momenten dieselbe überhaupt beruhe.

Diese Lücke hat in allerjüngster Zeit Haeckel, der unermüdliche Vorwärtsdränger, dem wir bereits eine so reiche Fülle neuer Ideen verdanken, in seiner Schrift, »die Perigenesis der Plastidule Berlin 1876« auszufüllen gesucht. Leider war der Druck meiner vorliegenden Schrift bereits im Gange, so dass ich nur kurz die dort ausgesprochenen Anschauungen erwähnen kann. Die Grundidee, dass die Vererbüng auf der Uebertragung einer Bewegung, die Variabilität auf Abänderung dieser Bewegung beruhe, entspricht vollkommen der auf andern Gebieten der Naturwissenschaft gewonnenen Ueberzeugung, dass »alle Gesetze in letzter Instanz in Gesetze der Bewegung aufgelöst werden müssen« (Helmholtz) *). Ich halte dieselbe um so mehr für vollkommen berechtigt, wenn auch gewiss nicht im entferntesten für erwiesen, als ich früher schon die erworbenen individuellen Variationen als »Ablenkung der ererbten Entwicklungsrichtnng« bezeichnet habe. Insofern leistet die Haeckel'sche Hypothese mehr als die Darwin'sche Pangenesis, bei welcher eine Uebertragung des Stoffes, nicht blos der diesem Stoffe eigenthümlichen Bewegungsart angenommen wird. Wenn aber auch der Keim zu einer mechanischen Theorie der Vererbung in Haeckel's Hypothese enthalten sein mag, so scheint sie mir doch von der vollen Lösung des Problems noch ziemlich weit entfernt zu sein. Sie macht wohl einen Theil der Vererbungsvorgänge anschaulicher, wir können unter dem Bilde einer Molekularbewegung der Plastidule, welche durch äussere Einflüsse modificirt wird, ganz wohl die Thatsache der im Laufe der Generationen eintretenden allmäligen Abänderung verstehen, dagegen scheint mir die Annahme eines Gedächtnisses der Plastidule — mag sie auch philosophisch vollkommen annehmbar sein — doch als eine Formel, die vorläufig kaum tiefer in der Erkenntniss eindringen lässt. Unter dem Lichte einer Theorie sollte der einzelne Fall verständlich werden, der vorher dunkel war. Ich wüsste aber nicht, wie die verschiednen Formen des Rückschlags z. B. der Rückschlag, welcher bei Kreuzungen verschiedner Raçen häufig eintritt, durch die Annahme eines Gedächtnisses der Plasti-

*) Populäre wissenschaftl. Vorträge, Heft 2. Braunschweig 1871. S. 208.

dule verständlicher würde. Wenn in beiden Aeltern die Plastidule längst andersgeartete Molekularbewegungen angenommen haben, warum erinnern sie sich dann bei ihrem Zusammentreffen im Keim vergangner Zeiten und nehmen die alte, längst verlassene Bewegung wieder an? Dass sie dieselbe annehmen, ist ja Thatsache, insofern wir einmal die Entwicklungsrichtung des Individuums auf Molekularbewegung der Plastidule zurückführen; das Warum aber scheint mir durch die Annahme eines Gedächtnisses der Plastidule nicht klarer zu werden. Eine mechanische Theorie der Vererbung müsste vielmehr zeigen können, dass die Plastidulbewegungen der männlichen und weiblichen Keimzelle bei ihrem Zusammentreffen in diesem Falle der Kreuzung weit abweichender Formen sich gegenseitig so modificiren, dass als Resultante die Bewegungsart der gemeinsamen Stammform daraus hervorgehen muss. Bis zu solchem Nachweis ist aber wohl noch ein weiter Weg. Uebrigens bezeichnet Haeckel selbst seine Hypothese keineswegs schon als eine »mechanische Theorie der Vererbung«, sondern nur als einen Anfang dazu, als eine Hypothese, von welcher er hofft, dass sie sich »zum Range einer genetischen Molecülartheorie wird ausbilden lassen« (a. a. O. S. 17). Wenn wir aber auch mit dem ungenannten Kritiker der »Philosophie des Unbewussten« bekennen müssen, dass »die Thatsache der Vererbung bis jetzt jeder naturwissenschaftlichen Erklärung spottet«*), so liegt darin doch kein Grund zu einer metaphysischen Erklärung zu flüchten, »welche hier sicherlich am allerwenigsten im Stande ist, den Mangel an Verständniss des naturgesetzlichen Zusammenhanges zu ersetzen«.

Dass von Hartmann von dem Boden des Unbewussten aus, auf welchem er steht, das Gesetz der Correlation als unbewusste Anerkennung eines »nicht mechanischen Universalprincips von Seiten des Darwinismus« hinstellt, kann nicht Wunder nehmen. Er versteht eben unter Correlation etwas ganz anderes, als wir. Hartmann meint, »der Darwinismus sehe sich selbst durch die empirischen Thatsachen genöthigt, die gesetzmässige Correlation der zum Speciestypus gehörigen Charaktere anzuerkennen; damit widerspricht er aber seinen mechanischen Erklärungsprincipien, welche alle darauf hinauslaufen, den Typus als ein mosaikartig

*) a. a. O. S. 89.

zusammengewürfeltes, äusserliches, zufälliges Aggregat von Merkmalen aufzufassen, welche einzeln neben oder nach einander durch Züchtung oder Gewöhnung erworben sind«. Ich glaube aber, dass eine solche Auffassung weder von Darwin, noch von sonst Jemand angenommen würde. Grade die Anerkennung, dass zwar nicht jede, aber doch jede physiologisch tiefer eingreifende Einzel-Abänderung mit einem System correlativer Abänderungen unmittelbar verknüpft ist oder sein kann, spricht es ja aus, dass man auch von unsrer Seite eine innere Harmonie der Theile, eine Gleichgewichtslage, wie ich es oben ausdrückte, anerkennt.

Aber schliesst dies schon die Anerkennung eines zweckthätigen Princips ein oder eine mechanische Erklärung aus? Ist damit schon die Anerkennung eines »Speciestypus« gegeben in dem Sinne eines unzertrennlich verbundenen Complexes von Merkmalen, aus denen keines herausgenommen werden kann, ohne dass alle andern sich ebenfalls ändern? Stimmt überhaupt eine solche Anschauung zu den empirischen Thatsachen?

Beides scheint mir keineswegs der Fall zu sein.

Ich beantworte zuerst die zweite Frage. Von allen möglichen Seiten her ist jetzt die frühere Ansicht von der absoluten Natur der Species widerlegt; es gibt keine Grenze zwischen Species und Varietät. Wenn aber Hartmann annimmt, dass bei der Umwandlung einer Species »in eine andre« der »ganze gesetzmässig verknüpfte Complex sich ändern« müsse, so ist das ein Rückfall in die alte Lehre von der absoluten Natur der Species und steht in grellem Widerspruch mit zahlreichen Thatsachen. Wir beobachten nicht selten Varietäten, welche sich von der Stammform nur durch ein einziges Merkmal unterscheiden, andere, die mehrfache Unterschiede aufweisen, wieder andere, bei welchen die Unterschiede sich auf die meisten Theile erstrecken. Letztere Abweichung wird dann von vielen Systematikern schon als neue Art bezeichnet werden, von andern nicht.

Der »Speciestypus« ist also in der That eine Art von Mosaikbild, aber eben ein Bild, in dem alle einzelnen Charaktere, die Mosaiksteinchen, zusammengehören und ein harmonisches Ganze bilden, nicht ein sinnloses Durcheinander. Einzelne der Steinchen oder Steinchengruppen können herausgenommen und durch anders gefärbte ersetzt werden, ohne dass dadurch nothwendigerweise das

Bild verzerrt, d. h. als Bild zerstört werde, aber je grössere Stücke desselben verändert werden, um so mehr werden auch in den andern Theilen der Bildfläche Correcturen nothwendig, damit die Harmonie des Ganzen erhalten bleibe.

Noch schwerer als die bei verschiednen Thiergruppen sehr häufigen unmerklichen Uebergänge, welche Art mit Art verbinden, scheinen mir aber die in der zweiten Abhandlung dieses Heftes dargelegten Thatsachen ins Gewicht zu fallen, welche beweisen, dass die zwei Erscheinungsformen einer Species sich gänzlich unabhängig von einander verändern können. Die Raupe ändert ab, wird neue Varietät, selbst Art (dem Formwerth der Abänderung nach), der Schmetterling aber bleibt unverändert. Wie kann das geschehen, wenn noch ein anderes Gesetz, als das des physiologischen Gleichgewichtes die Theile oder Merkmale aneinanderkettet und sich zu verschieben gestattet? Müssten nicht die zwei Stadien ganz ebenso sich mit und durcheinander verändern, wie die Theile eines Körpers, da sie ja zusammen erst den Speciestypus ausmachen? Und dass dies nicht geschieht, ist das nicht eben ein Beweis, dass der ganze, allerdings dennoch »gesetzmässig verbundene Complex« des Arttypus nicht durch ein metaphysisches Princip zusammengehalten und verbunden ist, sondern nur durch Naturgesetze?

Wenn aber Hartmann die Beziehungen verschiedner Arten zueinander ebenfalls unter den Begriff der Correlation fasst, also z. B. das Verhältniss der Abhängigkeit, in welchem Orchideenblüthen und die sie besuchenden Insekten zueinander stehen, so verlässt er eben den naturwissenschaftlichen Begriff, der mit diesem Worte verbunden werden sollte, ganz und gar und bringt zwei heterogene Dinge zusammen, die nichts miteinander gemein haben, als dass sie beide von ihm als Ausfluss des Unbewussten betrachtet werden. Die Consequenz, die dann weiter aus dieser selbstconstruirten Correlation gezogen wird, dass nämlich ein organisches Correlationsgesetz nur ein andrer Ausdruck für ein »organisches Entwicklungsgesetz« im Sinne einer metaphysischen Kraft sei, kann natürlich nicht anerkannt werden.

Wir verstehen unter Correlation nichts Anderes, als die Abhängigkeit eines Theils des Organismus von dem andern, die gegenseitigen Wechselbeziehungen derselben, welche lediglich auf einem

»physiologischen Abhängigkeitsverhältniss« beruhen, wie Hartmann selbst es ganz richtig bezeichnet. Damit ist natürlich die gesammte Morphologie des Organismus mitbegriffen, und zwar sowohl der Bau im Grossen, die Länge, Dicke, Schwere der einzelnen Theile, als der mikroskopische Bau der Gewebe, denn von allem Diesem hängen ja eben die Leistungen der einzelnen Theile ab. Wenn aber Hartmann unter Correlation »auch eine morphologische, systematische Wechselwirkung aller Elemente des Organismus, sowohl in Bezug auf die typische Grundform der Organisation, wie in Bezug auf den mikroskopisch anatomischen Bau der Gewebe« begreift, so trägt er auch hier etwas Fremdes in den Begriff hinein und zwar nicht auf Grund von Thatsachen, sondern eben in Widerspruch mit ihnen und nur gestützt auf die Voraussetzung eines »innern Entwicklungsprincips«, welches »nicht mechanischer Natur ist«.

Man hat schon manchmal den lebenden Organismus mit einem Krystall verglichen, und mutatis mutandis hat der Vergleich auch manches Zutreffende. Wie beim werdenden Krystall die einzelnen Moleküle sich nicht beliebig aneinanderfügen können, sondern nur in ganz bestimmter Weise, so bedingen sich auch die Theile eines Organismus in ihrer gegenseitigen Lagerung. Dort wo lauter gleichartige Theilchen sich gruppiren, ist auch ihre Verbindung eine sehr gleichartige, leicht zu überblickende, sie bietet nur sehr geringe Möglichkeit von Modificationen, und das sie beherrschende Gesetz erscheint daher streng und unabänderlich. In dem Organismus verbinden sich sehr mannichfaltige Theile, mag man denselben mikroskopisch oder makroskopisch betrachten, und diese bieten daher auch zahlreiche verschiedne Möglichkeiten der gegenseitigen Verschiebung und Aneinanderlagerung, das sie beherrschende Gesetz ist weniger einfach und erscheint weniger streng und unabänderlich. In beiden Fällen kennen wir die letzte Ursache, welche eine bestimmte Gleichgewichtslage stets herbeiführt, nicht; bei dem Krystall fällt es Niemand ein, die Harmonie in der Anordnung der Theilchen einer zweckthätigen Kraft zuzuschreiben, warum sollten wir aber beim Organismus ein solches annehmen und nicht lieber den bereits begonnenen Versuch fortsetzen, die sicherlich auch hier vorhandne und ebenso gesetzmässige Harmonie der Theile auf ihre natürlichen Ursachen zurückzuführen?

Aus diesen Gründen scheint mir die Behauptung nicht richtig, dass die Selectionstheorie kein »mechanischer« Erklärungsversuch der organischen Entwicklung sei. Sowohl Variabilität als Vererbung, als endlich Correlation lassen sich sehr wohl rein mechanisch fassen und müssen so aufgefasst werden, so lange man keine triftigeren Gründe dafür aufbringen kann, dass noch etwas Anderes in ihnen verborgen liegt, als physikalisch-chemische Kräfte.

Allerdings aber wird man nicht bei der rein empirischen Auffassung stehen bleiben können, wie sie Darwin in seinem bewunderungswürdigen Buche von der »Entstehung der Arten« niedergelegt hat. Wenn die Selectionstheorie eine mechanische Erklärungsweise sein soll, so ist es nothwendig, dass ihre Factoren in mechanischem Sinne bestimmt theoretisch formulirt werden. Sobald man dies zu thun versucht, wird sich aber herausstellen, dass in der ersten Freude über das neuentdeckte Selectionsprincip der eine in ihm selbst enthaltene Factor der Umwandlung, als der scheinbar bekanntere, ungemein in den Hintergrund geschoben wurde gegenüber dem andern, neuerkannten.

Ich habe schon vor einer Reihe von Jahren betont, dass der erste und vielleicht wichtigste, jedenfalls der unentbehrlichste Factor bei jeder Umwandlung die physische Natur des Organismus selbst ist*).

Es wäre ein Irrthum zu glauben, dass lediglich die Aussenwelt bestimme, welcherlei Abänderungen an einer bestimmten Art auftreten sollen, vielmehr hängt die Natur dieser Abänderungen ganz wesentlich von der physischen Constitution dieser Art selbst ab, und eine wirklich erfolgende Abänderung kann offenbar nur als die Resultante aus dieser Constitution und aus den auf sie einwirkenden Einflüssen der Aussenwelt betrachtet werden.

Wenn aber unzweifelhaft dem Organismus selbst ein wesentlicher, ja vielleicht überwiegender Antheil an der Qualitätsbestimmung neuer Charaktere zugesprochen werden muss, so kommt für eine mechanische Auffassung des organischen Entwicklungspro-

---

*) Ueber die Berechtigung etc. Leipzig 1868. Dort findet sich bereits die hier etwas breiter vorgetragene theoretische Auffassung der Variabilität in kurzen Zügen dargelegt.

cesses Alles darauf an, diesen wichtigsten Factor desselben in bestimmter Weise theoretisch zu fassen und seine scheinbar sich widersprechenden Aeusserungen des Sichgleichbleibens und der Veränderlichkeit unter einem gemeinschaftlichen Gesichtspunkte zu begreifen.

Nun wird allerdings von Darwin jede Abänderung in grösserem Betrage als direkte oder indirekte Folge äusserer Einwirkungen betrachtet, allein es wird bei der indirekten Wirkung doch immer schon ein gewisses, geringes Mass von Veränderlichkeit (individuelle Variabilität) vorausgesetzt, ohne welche grössere Abänderungen nicht zu Stande kommen können. Empirisch ist dieses geringe Mass von Veränderlichkeit zweifellos vorhanden; es fragt sich aber, worauf es beruht. Lässt sich dasselbe auf mechanischem Wege entstanden denken, oder ist vielleicht grade hier der Punkt, wo das metaphysische Princip einsetzt und diejenigen kleinsten Variationen darbietet, welche den nach dieser Ansicht unabänderlich vorgeschriebenen Gang der Entwicklung möglich machen? Eine theoretische Definition der Variabilität ist es, ohne welche die Selectionslehre allerdings noch immer dem Einschmuggeln einer zweckthätigen Kraft die Thüre offen lässt. Eine mechanische Erklärung der Variabilität muss die Grundlage dieser Seite der Selectionstheorie bilden.

Diese lässt sich nun nicht schwer auffinden. Alle Ungleichheit der Organismen muss darauf beruhen, dass im Laufe der Entwicklung der organischen Natur ungleiche äussere Einflüsse die einzelnen Individuen getroffen haben. Wenn wir dem Organismus die Fähigkeit zusprechen, durch Vermehrung nur genaue Copien seiner selbst zu liefern, oder richtiger: Die Bewegung seiner eigenen Entwicklungsrichtung auf die Nachkommen unverändert zu übertragen, so wird jede »individuelle Variabilität« darauf beruhen müssen, dass er zugleich die Fähigkeit besitzt, auf äussere Einflüsse zu reagiren, d. h. durch Veränderungen seiner Form und Function zu antworten, mithin seine ursprüngliche (ererbte) Entwicklungsrichtung zu modificiren.

Schon öfters ist es dargelegt worden, dass die »Individuen ein und derselben Art« oder die Nachkommen eines Mutterthiers deshalb nicht absolut gleich sein können, weil sie von Beginn ihrer Existenz an von ungleichen Einwirkungen der Aussenwelt getrof-

fen werden. Dies setzt aber voraus, dass sie bei völlig gleichen Einflüssen gleich sein würden, d. h. es setzt voraus, dass die Variabilität nicht etwas dem Begriff des Organismus Immanentes ist, sondern eben nur der Ausdruck ungleicher Beeinflussung an und für sich gleicher Entwicklungsrichtungen. Thatsächlich freilich können schon die ersten Keime eines Individuums nicht als völlig gleich vorausgesetzt werden, weil die individuellen Unterschiede der Vorfahren in verschiednem Grade der Anlage nach in ihnen enthalten sein müssen, und man würde schon auf den ersten Ur-Organismus der Erde zurückgehen müssen, um eine völlig gleichartige, homogene Wurzel, eine tabula rasa, für die daraus hervorwachsenden Nachkommen zu finden. Ob aber ein solcher jemals bestanden hat, ist wohl sehr zweifelhaft und weit wahrscheinlicher, dass zahlreiche erste Organismen durch Urzeugung entstanden, welche dann ebenfalls nicht absolut gleich gedacht werden können, da die Umstände, unter welchen sie ins Leben traten, nicht absolut identisch gewesen sein können. Nehmen wir aber der Einfachheit halber einen einzigen ersten Organismus an, so wird die erste von diesem durch Fortpflanzung entstandene Generation nur solche individuelle Unterschiede besessen haben, welche durch Einwirkung ungleicher äusserer Einflüsse hervorgerufen wurden; schon die dritte Generation aber wird neben den selbsterworbenen, auch ererbte Ungleichheiten aufgezeigt haben, und mit jeder folgenden Generation muss die Zahl der durch Vererbung bereits dem Keim mitgetheilten Anlagen zu individuellen Verschiedenheiten bis zu einer gewissen Grenze hin zugenommen haben, so dass man sagen kann, alle Keime tragen schon in ihrer ersten Entstehung die Anlage zu individuellen Eigenheiten in sich und würden solche entwickeln, auch wenn sie selbst nicht ebenfalls wieder von etwas verschiednen Einflüssen getroffen würden. Offenbar ist dies aber der Fall, da schon die jüngsten Eizellen im Eierstock eines Thieres in Bezug auf Ernährung und Druck nachweisbar stets ungleichen äussern Einflüssen ausgesetzt sind*). Wenn es daher möglich wäre, dass zwei Keime genau gleich wären, auch in Bezug auf die ihnen durch Vererbung eingeimpfte Entwicklungsrichtung, so würden sie dennoch zwei nicht congruente Individuen liefern und wenn es

*) Vergleiche: Haeckel, Generelle Morphologie II, S. 203 u. Seidlitz, Die Darwin'sche Theorie. 1875, S. 92 u. folgende.

umgekehrt möglich wäre, dass zwei Individuen von der Embryonalbildung an von absolut den gleichen äussern Einflüssen getroffen würden, so könnten auch sie nicht identisch sein, weil die individuellen Verschiedenheiten der Vorfahrenreihe auch bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung Minimalverschiedenheiten der auf das Ei übertragenen Entwicklungsrichtung bedingen würden. Somit beruht die Verschiedenheit der Individuen gleicher Abstammung in letzter Instanz lediglich auf der Ungleichheit der äussern Einflüsse, und zwar einerseits derjenigen, welche die Entwicklung der Vorfahren, andererseits derjenigen, welche das betreffende Individuum selbst von dem eingeschlagenen Wege d. h. von der durch Vererbung übertragenen Entwicklungsrichtung um ein Geringes ablenken. Ich stimme hier zwar im Wesentlichen mit Darwin und Haeckel überein, insofern dieselben die »allgemeine individuelle Ungleichheit« auf ungleiche äussere Einwirkungen zurückführen, weiche aber von Darwin insofern ab, als ich keinen wesentlichen Unterschied zwischen direkter und indirekter Hervorrufung individueller Unterschiede sehe, wenn mit letzterer nur die ungleiche Beeinflussung des Keimes im älterlichen Organismus gemeint sein soll. Gewiss hat Haeckel Recht, wenn er die »primitiven Verschiedenheiten der von den Aeltern erzeugten Keime« auf die Ungleichheiten der Ernährung zurückführt, denen die einzelnen Keime im älterlichen Organismus unvermeidlich ausgesetzt sein müssen; allein offenbar kommt dazu noch eine andre Ungleichheit der Keime, die mit ungleicher Ernährung Nichts zu thun hat, sondern auf ungleicher Vererbung der individuellen Verschiedenheiten der Vorfahrenreihe beruht, eine Quelle der Ungleichheit, die bei der geschlechtlichen Fortpflanzung noch ungleich stärker fliessen muss, als bei der ungeschlechtlichen. Wie aber hier eine Vermischung der Merkmale (genauer: Entwicklungsrichtungen) zweier gleichzeitig lebender Individuen in einem Keime stattfindet, so wird bei jeder Art der Fortpflanzung eine Mischung der Merkmale einer ganzen Succession von Individuen (der Ahnenreihe) in demselben Keim zusammentreffen, von denen sich freilich die entferntesten nur selten in merklicher Weise geltend machen.

Auf diese Weise lässt sich die Thatsache der individuellen Variabilität ganz wohl verstehen; der lebende Organismus enthält in sich selbst kein Princip der Veränderlichkeit, er ist das sta-

tische Moment in dem Entwicklungsprocesse der organischen Welt und würde stets nur wieder genaue Copien seiner selbst liefern, wenn nicht die Ungleichheit der äussern Einflüsse ein jedes neuentstehende Individuum in seiner Entwicklungsrichtung ablenkte: diese Einflüsse sind also das dynamische Element des Processes.

Aus dieser Fassung des Variationsbegriffes lassen sich aber noch zwei wichtige empirisch festgestellte Thatsachen theoretisch ableiten, die oben schon besprochene Beschränktheit der Variabilität in Bezug auf Qualität und die Entstehung von Transmutationen auf dem Wege des direkten Einflusses äusserer Lebensbedingungen.

Wenn die Verschiedenheiten bei Individuen gleichen Stammes auf der Wirkung ungleicher Einflüsse beruhen, so ist die Variation selbst nichts Anderes, als die Reaction des Organismus auf einen bestimmten äussern Reiz, die Qualität der Variation wird demnach bestimmt werden durch die Qualität des Reizes und die Qualität des Organismus. In dem bisher betrachteten Falle der individuellen Variation war diese letztere gleich, der Reiz aber ungleich, und auf diesem Wege entstanden bei Organismen von gleicher physischer Constitution kleine Ungleichheiten, Variationen von verschiedner Qualität.

Dasselbe Resultat, nämlich verschiedene Variationsqualitäten, kann aber auch auf dem umgekehrten Wege entstehen, dadurch dass Organismen von verschiedner physischer Natur von gleichen äussern Einflüssen getroffen werden. Die Antwort des Organismus auf den Abänderungsreiz wird je nach seiner Natur eine andere sein oder mit andern Worten: Organismen verschiedner Art reagiren verschiedenartig, wenn sie von den gleichen Abänderungsreizen getroffen werden. Die physische Natur des Organismus spielt die Hauptrolle in Bezug auf die Qualität der Variationen, ein jeder specifische Organismus kann daher wohl ungemein zahlreiche, aber nicht alle irgendwie denkbaren Variationen hervorbringen, nämlich nur solche, welche seine physische Zusammensetzung überhaupt möglich macht. Daraus folgt dann weiter, dass die Variationsmöglichkeiten um so weiter voneinander verschieden sind bei zwei Arten, je weiter deren physische Constitution (die Morpho-

logie des Körpers einbegriffen) voneinander abweicht, dass der Variationskreis bei jeder Art ein eigenthümlicher ist. Somit werden wir auf diesem Wege zu der Erkenntniss geführt, dass allerdings eine »bestimmt gerichtete Variation« bestehen muss, aber nicht im Sinne Askenasy's und Hartmann's als Ausfluss eines unbekannten, innern Entwicklungsprincips, sondern als nothwendige d. h. mechanische Folge der ungleichen physischen Natur der Arten, welche selbst bei gleichem Reiz mit einer ungleichen Variation antworten muss.

Damit stimmen die Thatsachen, soweit wir sie kennen, sehr gut überein. Verwandte Arten variiren in ähnlicher Weise, Arten aber von entfernterer Verwandtschaft variiren verschiedenartig, selbst wenn sie von denselben äussern Einflüssen getroffen werden. So habe ich in dem ersten Heft dieser »Studien« darauf aufmerksam gemacht, dass manche Schmetterlinge unter dem Einflusse wärmeren Klimas eine fast schwarze Färbung annehmen (Polyommatus Phlaeas), während andere umgekehrt heller werden (Papilio Podalirius).

So lässt es sich verstehen, warum überall gewisse Entwicklungsbahnen eingehalten werden, eine Thatsache, die lediglich aus der Natur der Lebensbedingungen, welche die Variationen provociren, sich nicht verstehen liesse. Sobald wir uns aber klar machen, dass die Qualität der Abänderungen wesentlich mit von der physischen Natur des Organismus selbst abhängt, gelangen wir von selbst zu dem Schlusse, dass Arten von weit abweichender Constitution auch verschiedenartige Variationen hervorbringen müssen, solche von verwandter Constitution aber ähnliche. Damit sind aber auch schon bestimmte Entwicklungsbahnen vorgezeichnet, und wir begreifen, dass nicht von jedem Punkte der organischen Entwicklungsreihen aus ein jeder beliebige andre erreicht werden kann. Das Variiren in bestimmter Richtung schliesst also keineswegs die Anerkennung eines metaphysischen Entwicklungsprincips ein, sondern lässt sich als mechanisches Resultat der physischen Zusammensetzung der Organismen sehr wohl begreifen.

Auch lässt es sich leicht zeigen, auf welche Weise die ungleiche physische Constitution der Organismen entstehen musste, obgleich doch der erste Anfang der ganzen Entwicklungsreihe, d. h.

die ältesten Urwesen als nahezu gleichartig in ihrer physischen Beschaffenheit angenommen werden müssen. Die Qualität der Variation ist eben nicht blos das Produkt der physischen Constitution, sondern die Resultante aus dieser und der Qualität des abändernden äussern Einflusses. So ging die erste »Species« durch ungleiche Beeinflussung äusserer Lebensbedingungen in mehrere neue »Species« auseinander, und indem dieses geschah, veränderte sich zugleich die bisherige physische Natur des Organismus und bedingte nun auch eine neue Reactionsweise auf äussere Einflüsse d. h. eine andere Variationsrichtung. Der Unterschied von der primären wird allerdings noch sehr minimal zu denken sein, er muss aber zunehmen mit jeder neuen Transmutation und muss genau paralell gehen dem mit dieser verbundenen Grade physischer Veränderung. So wird also Hand in Hand mit den Umwandlungen auch die Umwandlungsfähigkeit oder die Reactionsweise des Organismus auf abändernde Einflüsse immer wieder aufs Neue sich ändern müssen, und wir erhalten schliesslich eine unendliche Menge von verschieden constituirten Lebensformen, deren Variationstendenz verschieden ist und zwar in dem graden Verhältniss ihres physischen Abstandes, so dass also nahe verwandte Formen ähnlich, weit entfernte sehr verschieden auf den gleichen Reiz antworten.

Die individuelle Variation entsteht, wie zu zeigen versucht wurde, dadurch, dass jedes Individuum fortwährend von etwas verschiednen und zwar immer wieder wechselnden Einflüssen getroffen wird. Denken wir uns aber im Gegentheil eine grössere Individuengruppe von den gleichen Einflüssen getroffen und zwar von solchen Einflüssen, welchen die übrigen Individuen der Art nicht ausgesetzt sind, so wird diese Individuengruppe in nahezu gleicher Weise variiren müssen, da beide Factoren der Variation gleich oder nahezu gleich sind: der äussere Einfluss und die physische Constitution. Nachweisbar werden solche Lokal-Variationen erst dann, wenn eine Reihe von Generationen hindurch derselbe äussere Einfluss gewirkt hat und die Variationsminima, welche beim einzelnen Individuum durch einmalige Einwirkung des Abänderungsreizes ausgelöst werden, sich durch Vererbung gehäuft haben. So können also Transmutationen von eini-

gem Belang (nachweislich bis zum Formwerth der Art) blos durch direkte Einwirkung der Aussenwelt entstehen, auf demselben Wege, auf dem die individuellen Unterschiede sich bilden, nur dass diese von Generation zu Generation hin- und herschwanken, da die sie hervorrufenden Einflüsse immer wieder wechseln, während hier der stets gleichbleibende äussere Abänderungs-Anstoss auch immer wieder dieselbe Variation hervorruft und so eine Häufung der letzteren stattfinden kann. Klimatische Varietäten finden so ihre Erklärung.

Eine ungleich wirksamere Häufung der im einzelnen Individuum entstandenen Abweichungen kommt freilich dadurch zu Stande, dass die Aussenwelt nun auch indirekt auf die Organismen einwirkt. Es kann nicht meine Absicht sein, auch den Process der Naturzüchtung hier nochmals auseinanderzulegen; ich erwähne ihn nur, um darauf hinzuweisen, wie die Transmutation in diesem Falle auf einer doppelten Einwirkung der Aussenwelt beruht, indem diese zuerst durch direkte Einwirkung den Organismus zu kleinen Abweichungen veranlasst, dann aber durch Auslese die hervorgerufenen Variationen häuft.

Fasst man die Variabilität in dieser Weise, betrachtet man jede Variation als Reaction des Organismus auf eine äussere Einwirkung, als eine Ablenkung der ererbten Entwicklungsrichtung, so folgt daraus, dass ohne Veränderung der Aussenwelt keine Weiterentwicklung der organischen Formen hätte eintreten können. Wenn wir uns vorstellen, dass von irgend einem Zeitpunkt der Erdgeschichte ab die Lebensbedingungen völlig unverändert blieben, so würden nach unsrer Anschauung auch die zu diesem Zeitpunkt auf der Erde vorhandnen Arten keine weiteren Umwandlungen mehr erleiden können, und hierin spricht sich der diametrale Gegensatz scharf aus, in welchem diese Anschauungsweise zu jener andern steht, nach welcher das treibende Princip der Transmutationen eben nicht in der Aussenwelt, sondern im Organismus selbst liegt, als phyletische Lebenskraft.

Ich kann mir es nicht versagen, hier noch einmal auf die alte (ontogenetische) Lebenskraft der Naturphilosophen zurückzukommen, denn die Parallele zwischen dieser und ihrer jüngeren Schwester, der unter so mannichfachen Masken auftreten-

den »phyletischen Lebenskraft«, ist in der That frappant. Wäre wirklich das treibende Princip der Entwicklung des Individuums eine selbstständige, besondere, im Innern des Organismus wirkende Lebenskraft, so müsste auch das Werden und Wachsen des Individuums vor sich gehen können ohne ein fortwährendes Eingreifen der Aussenwelt, wie sie die Ernährung und die Athmung darstellen. Dies ist nun bekanntlich nicht möglich, und so würden die Anhänger dieser Kraft, wenn es ihrer heute noch gibt, zu der unklaren Vorstellung eines Zusammenwirkens der zweckthätigen Kraft mit den Einflüssen der Aussenwelt gedrängt, genau so, wie ein solches Zusammenwirken heute von den Vertheidigern der phyletischen Lebenskraft postulirt wird. Ich werde weiter unten Gelegenheit haben, diese letztere Vorstellung als gänzlich unhaltbar zurückzuweisen; in Bezug auf die Erstere ist ein scharfer Beweis nicht wohl zu führen, wohl aber wird man zugeben müssen, dass der verworrenen Vorstellung des Zusammenwirkens und Ineinandergreifens zweckthätiger und causaler Kräfte auf unsrer Seite eine sehr einfache, klare und mit den Ansichten über phyletische Entwicklung harmonirende Vorstellung gegenübersteht. Wie in der Stammes-Entwicklung jede Veränderung der organischen Typen lediglich durch Einwirkung der Aussenwelt auf die Organismen bedingt wird, so müssen in der Entwicklung des Individuums sämmtliche Erscheinungen des persönlichen Lebens auf eben solchen Einwirkungen beruhen. Die Physiologie steht bekanntlich dabei ganz auf unserer Seite, indem sie nachweist, dass ohne eine stete Wechselwirkung von Aussenwelt und Organismus kein Leben bestehen kann, dass die Lebenserscheinungen nichts Anderes sind, als die Reactionen des Organismus auf die Einflüsse der Aussenwelt.

Wie genau die Vorgänge der phyletischen und der ontogenetischen Entwicklung sich entsprechen, nicht blos ihrer äussern Erscheinung, sondern ihrem Wesen nach, erkennt man sofort, wenn man die Consequenzen aus der heutigen Erkenntniss von dem Aufbau des thierischen Leibes zieht. Mag man auch mit Haeckel's Individualitätslehre im Einzelnen nicht überall einverstanden sein, im Ganzen wird man ihre Richtigkeit doch zugeben müssen; denn es lässt sich nicht bestreiten, dass der Begriff der Individualität ein relativer ist und dass mehrere Kategorien morphologi-

scher Individuen übereinanderstehen, welche ebensowohl einzeln als physiologische Individuen, d. h. als selbstständig lebende Wesen niederster Art auftreten, wie sich zu solchen höherer Art verbinden können. Sobald man aber dies zugibt, wird man mit Haeckel in dem Werden eines höhern Organismus aus einer Zelle, dem Ei, nur eine Fortpflanzung sehen können, welche zugleich mit verschiedner Differenzirung der Nachkommen, d. h. mit Anpassung derselben an verschiedene Existenz- oder Lebensbedingungen verbunden ist. Nicht einmal der Umstand bedingt eine durchgreifende Verschiedenheit vom phyletischen Aufbau des Thier- (und Pflanzen-) Reichs aus physiologischen Individuen (Bionten Haeckel's), dass die Gewebe und Organe eines einzigen Bionten durch physische Kräfte in grosser Abhängigkeit voneinander stehen, denn auch die gleichzeitig lebenden Thier-Individuen und Arten bedingen und beeinflussen sich bekanntlich in der energischsten Weise.

Erwägt man nun weiter, dass dieselben Einheiten (Zellen), welche heute die Leiber der höchsten Organismen durch ihre Fortpflanzung und Arbeitstheilung zusammensetzen, dereinst als selbstständige Wesen den Anfang der ganzen organischen Schöpfung gebildet haben müssen, dass damals also dieselben Vorgänge, welche heute zur Bildung eines Säugethiers führen, damals nur zu einer langen Reihe verschiedener, selbstständiger Wesen führte, so wird man zugeben, dass beide Entwicklungsreihen auf denselben treibenden Kräften beruhen müssen, dass in Bezug auf die Ursachen der Erscheinungen unmöglich eine tiefe Kluft bestehen kann zwischen Ontogenese und Phylogenese, zwischen den Lebenserscheinungen des Individuums und denen der Typen.

Nach unserer Anschauung, beruhen beide auf dem Zusammenwirken derselben physischen Kräfte der Materie, welches sich kurz als die Reaction der organisirten, lebenden Substanz auf die Einflüsse der Aussenwelt zusammenfassen lässt.

Einer solchen Harmonie der Naturauffassung können sich die Gegner nicht rühmen, es sei denn, dass sie mit der phyletischen Lebenskraft zugleich auch wieder die alte ontogenetische Lebenskraft in ihre Theorie auf-

nähmen. In der That wüsste ich nicht, was sie davon abhalten sollte. Wer einmal überhaupt der Vorstellung zuneigt, dass die organische Natur nicht blos von causalen, sondern zugleich von zweckthätigen Kräften beherrscht wird, der kann die letzteren eben so gut als treibende Ursache der individuellen Entwicklung annehmen, wie als solche der phyletischen. Nach meiner Ansicht muss er es sogar, denn es ist nicht abzusehen, warum die Planmässigkeiten der Ontogenese nicht auf demselben, ja doch in jedem Individuum anzunehmenden metaphysischen Princip beruhen sollte, als die Planmässigkeiten der Phylogenese; kommen doch die letzteren nur durch die ersteren überhaupt zu Stande. Ich glaube deshalb, dass die Lebenskraft der Alten (die ontogenetische) mit der Lebenskraft der Modernen (der phyletischen) steht und fällt. Man muss entweder beide annehmen oder keine, denn beide wachsen auf demselben Boden und werden mit denselben Gründen gestützt oder bekämpft. Wer sich überhaupt für berechtigt hält, ein metaphysisches Princip da einzusetzen, wo der volle Beweis, dass die bekannten Kräfte zur Erklärung der Erscheinungen ausreichen, zur Stunde noch nicht geführt ist, der muss dies auf dem Gebiete der individuellen Entwicklung ganz ebenso thun, wie auf dem der phyletischen, denn für beide ist dieser Beweis noch sehr weit von Vollständigkeit entfernt und enthält noch zahlreiche und grosse Lücken.

Auch die theoretische Fassung der Variation als der Reaction des Organismus auf äussere Einflüsse lässt sich experimentell für jetzt noch nicht als richtig erweisen. Den feinen Unterschieden gegenüber, welche ein Individuum vom andern unterscheiden, sind unsere Versuche noch allzu plump, und klare Resultate zu erhalten wird dadurch noch bedeutend erschwert, dass immer ein Theil der individuellen Abweichungen auf Vererbung beruht und es häufig nicht nur schwierig, sondern gradezu unmöglich sein wird, die ererbten von den erworbenen zu sondern. Noch viel weiter sind wir von einer Zurückführung der Variation auf ihre letzten, mechanischen Momente entfernt, von einer mechanischen Theorie der Fortpflanzung, welche zugleich die Erscheinungen des Gleichbleibens (Vererbung) und der Veränderung (Variabilität) dem mathematischen Calcül zugänglich machte.

Aber wenn auch ein genügender Beweis für die Richtigkeit der hier vertretenen Auffassung zur Zeit noch nicht geführt werden kann, so steht dieselbe doch mit keiner bekannten Thatsache in Widerspruch, wird aber von vielen Thatsachen dadurch gestützt, dass sie dieselben verständlich macht (Lokalformen, verschiedner Variationskreis bei heterogenen Arten). Ihre volle Berechtigung erhält dieselbe endlich dadurch, dass sie die einzig mögliche theoretische Formulirung der Variabilität ist, auf welche eine mechanische Auffassung der organischen Entwicklung gegründet werden kann. Dass eine solche aber nicht nur erlaubt, sondern für den Naturforscher wenigstens geboten ist, suchte ich oben darzulegen.

II. Mechanismus und Teleologie.

Im dritten Bande seiner kleinen Schriften hat kürzlich Carl Ernst v. Baer die Selectionstheorie einer eingehenden Besprechung unterzogen. Ohne ihr die wissenschaftliche Berechtigung geradezu abzusprechen, macht er dieselbe doch abhängig von der Erfüllung einer Forderung, die er an sie stellen zu müssen glaubt, der Forderung, dass dieselbe das Princip der Teleologie mit dem der mechanischen Auffassung verbinde.

»Die Darwin'sche Hypothese, wie sie von seinen Nachfolgern gegeben ist, geht immer mehr darauf aus, in den Vorgängen der Natur alle Beziehungen zu einem Künftigen, das werden soll, d. h. alle Ziele oder Zweckbeziehungen zu leugnen. Da mir solche Beziehungen ganz evident scheinen. . . .« Und weiterhin: »Soll der Darwin'schen Hypothese wissenschaftliche Berechtigung zuerkannt werden, so wird sie sich dieser allgemeinen Zielstrebigkeit fügen müssen. Kann sie das nicht, so wird man ihr die Geltung zu versagen haben.«

Diese Worte scheinen fast einer Verurtheilung der Selectionstheorie und der mechanischen Naturauffassung gleichzukommen, denn wie soll ein und derselbe Vorgang zugleich durch Nothwen-

digkeiten und doch auch durch zweckthätige Kräfte bewirkt werden? Das Eine schliesst das Andere aus, und man muss seine Wahl treffen und sich dieser oder jener Seite anschliessen. So scheint es.

Nichtsdestoweniger kann man die Baer'sche Forderung nicht ohne Weiteres und blos auf ihre scheinbare Unerfüllbarkeit hin zurückweisen, denn sie enthält eine Wahrheit in sich, die auch von Denjenigen nicht verkannt werden sollte, welche einer mechanischen Naturauffassung huldigen. Es ist dieselbe Wahrheit, welche auch von den philosophischen Gegnern dieser Auffassung geltend gemacht wird, dass nämlich die Welt als Ganzes sich nicht aus blinden Nothwendigkeiten entstanden denken lässt, dass die unendliche Harmonie, welche in allen Erscheinungen der organischen wie der unorganischen Natur an allen Enden und Ecken sich offenbart, unmöglich als das Werk des Zufalls gedacht werden kann, vielmehr nur als das Resultat eines »planmässig gerichteten, grossartigen Entwicklungsprocesses«. Es ist auch vollkommen richtig, wenn Baer auf den supponirten Einwurf, dass die mechanische Naturauffassung ja nicht mit Zufällen operire, sondern mit Nothwendigkeiten, antwortet, dass die Wirkungen einer Reihe von Nothwendigkeiten, welche »nicht untereinander verbunden sind« in ihrer gegenseitigen Beziehung nur Zufälle genannt werden können. Er illustrirt dies mit dem Beispiel eines aufgesteckten Zieles. Wenn ich dasselbe mittelst eines gutgezielten Schusses treffe, so wird dies Niemand für einen Zufall erklären, wenn aber »auf kiesigem Wege ein Reiter diesem Ziele vorbeisprengt und ein von den Hufen des galoppirenden Pferdes aufgeworfenes Steinchen grade in das Ziel trifft, so wird man dieses Treffen einen höchst seltenen Zufall nennen. Für das aufgeworfene Steinchen war meine Zielscheibe nicht Ziel; deshalb war das Treffen ein reiner Zufall, obgleich das Auffliegen des Steinchens grade in dieser Richtung und mit der Geschwindigkeit, die es erhalten hatte, seinen genügenden Grund in dem Hufschlage des Pferdes gehabt haben muss. Ein Zufall war dieses Treffen aber, weil der Hufschlag des galoppirenden Pferdes zwar das Steinchen mit zwingender Nothwendigkeit warf, aber gar keine Beziehung zu meiner Zielscheibe hatte. Aus demselben Grund müsste man die Welt für einen immensen Zufall halten, wenn die Kräfte, welche sie bewegen, nicht zweckmässig

abgemessen wären, um so mehr immens, als hier nicht eine einzelne Wurfbewegung wirkt, sondern eine Menge heterogener Kräfte, d. h. eine Menge verschiedenartig wirkender Nothwendigkeiten, die sämmtlich ohne Ziel wären und doch ein solches Ziel nicht nur in einem einzelnen Momente, sondern immerfort träfen. Eine wahrhaft Bewunderung fordernde Reihe von Zufällen*)«!

Derselbe Gedanke wird von Hartmann im Schlusskapitel seines angezogenen Werkes auseinandergelegt, wenn auch in sehr verschiedner Weise. Er meint: die »Zweckmässigkeit sei eine nothwendige und unausbleibliche Folge der mechanischen Naturgesetze, die mit zu ihrem Wesen gehört«. »Wäre der Mechanismus der Naturgesetze nicht teleologisch, so wäre er auch kein Mechanismus geordneter Gesetze, sondern ein blödsinniges Chaos stierköpfig eigensinniger Gewalten. Erst indem die Causalität der anorganischen Naturgesetze den Beinamen der »todten« zu Schanden macht, und sich als der Mutterschoss des Lebens und der allüberall hervorspriessenden Zweckmässigkeit erweist, verdient sie den Namen mechanischer Gesetzlichkeit, wie ein von Menschen gefertigtes Gewirr von Rädern und Maschinentheilen, die sich auf bestimmte Weise durcheinander bewegen, erst dann den Namen eines Mechanismus oder einer Maschine erwirkt, wenn die immanente Teleologie der Zusammensetzung und der verschiednen Bewegung der Theile sich kundgibt**)«.

Gegen die Richtigkeit der diesen Aeusserungen zu Grunde liegenden Idee lässt sich meines Erachtens kaum Etwas einwenden. Zufällig d. h. ohne gemeinschaftlichen Grund zusammenwirkende Nothwendigkeiten können das harmonische Weltganze und so auch den Theil desselben, den wir organische Natur nennen, nicht erklären, es ist unabweislich ein teleologisches Princip neben dem blossen Mechanismus anzuerkennen, es fragt sich nur, in welcher Weise man sich dieses als wirkend denken kann, ohne damit zugleich die rein mechanische Auffassung der Natur wieder aufzugeben.

Dies geschieht aber offenbar, sobald man wie v. Baer und

---

*) a. a. O. S. 175.
**) a. a. O. S. 156.

v. Hartmann das metaphysische Princip in den Gang des Naturmechanismus eingreifen lässt, sobald man beide als Gleichberechtigte nebeneinander wirkend sich vorstellt. Hartmann nimmt ein solches ausdrücklich unter dem Namen eines »innern Entwicklungsprincips« an und ertheilt ihm eine so wesentliche Rolle. dass man nicht recht einsieht, warum es überhaupt noch causale Kräfte in Anspruch nimmt und nicht lieber gleich Alles selbst besorgt. Baer spricht sich weit weniger entschieden aus, betont sogar an vielen Stellen den rein mechanischen Zusammenhang organischer Naturerscheinungen, allein dass auch bei ihm die Vorstellung des Eingreifens eines metaphysischen Princips in den Verlauf der Naturvorgänge zu Grunde liegt, beweist vor Allem der Umstand, dass er die sprungweise Entwicklung der Arten wenigstens theilweise annimmt. Diese schliesst die Thätigkeit einer innern Entwicklungskraft nothwendig mit ein.

Wenn ich nun auch bereits zahlreiche Gründe gegen die Existenz einer solchen Kraft vorgebracht habe, und mit der Widerlegung derselben zugleich auch eine jede Form der Entwicklung aus zweckthätigen Kräften zu Fall gebracht ist, so scheint es mir doch bei einer so tief greifenden Frage nicht überflüssig, auch die sprungweise Entwicklung, die sog. heterogene Zeugung im Besondern als undenkbar nachzuweisen und zwar nicht auf Grund der früher schon gegen die phyletische Lebenskraft im Allgemeinen gerichteten Instanzen, sondern ganz unabhängig von ihnen.

Zuerst muss hervorgehoben werden, dass die positiven Grundlagen dieser Hypothese ungemein schwach sind.

Fälle sprungweiser Umwandlung des gesammten Organismus mit nachfolgender Vererbung sind überhaupt noch gar nicht bekannt. Dass die gelegentliche Umwandlung des Axolotl höchst wahrscheinlich anders aufgefasst werden muss, wurde dargelegt. Der andere für heterogene Zeugung genommene Fall, die Sprossung zwölfstrahliger Medusen im Magen einer achtstrahligen ist neuerdings von Franz Eilhard Schulze*) als eine Art von Schmarozerthum oder Commensualismus nachgewiesen worden. Die Knospenähren der Cuninen sprossen nicht, wie man vermuthete,

*) Ueber die Cuninen-Knospenähren im Magen von Geryonien. Separatabdruck aus den Mittheil. des naturwiss. Vereines. Graz 1875.

aus der Geryonia hervor, sondern sie entwickeln sich aus einem Cuninen-Ei! Wenn man aber die Fälle von Generationswechsel und Heterogenie hierher zieht, so kann das doch nicht mit dem Anspruch irgend welchen Beweiswerthes geschehen; es kann damit nur angedeutet werden sollen, wie man sich etwa eine sprungweise Umwandlung vorstellt. Denn dass wir es beim Generationswechsel, überhaupt bei jeder cyclischen Fortpflanzungsweise nicht mit dem Verlassen eines Organisationstypus und mit dem Uebergang zu einem andern zu thun haben, beweist ja schon die stete Rückkehr zu dem Ausgangstypus, eben das cyclische der ganzen Umwandlungsweise. Dass aber zwei sehr heterogene Typen in einen Entwicklungskreis gehören können, ist einer weit besseren und zutreffenderen Erklärung fähig, als die ist, welche ihr von den Anhängern der sprungweisen Entwicklung gegeben werden möchte. Wenn wir die cyclische Fortpflanzung aus der Anpassung verschiedner Entwicklungs-Stadien oder Entwicklungs-Generationen an abweichende Lebensbedingungen ableiten, so erklärt sich damit nicht nur die genaue und oft auffallende Uebereinstimmung von Gestalt und Lebensweise, so ist damit nicht nur eine Brücke geschlagen zwischen Metamorphose und Generationswechsel, sondern wir verstehen auch, wie innerhalb ein und derselben Hydrozoenfamilie Arten mit und ohne Generationswechsel vorkommen können, ja wie daneben andere Arten stehen können, bei welchen der Generationswechsel (die Erzeugung freier Medusen) nur auf das eine Geschlecht beschränkt sein kann, wir verstehen überhaupt, wie eine continuirliche Reihe von Formen vom einfachen Geschlechts-Organ des Polypen bis zu dem selbstständigen, frei umherschwimmenden Geschlechtsthier der Meduse hinführen kann, und wie Hand in Hand damit die einfache Fortpflanzung allmälig zur cyclischen wird. Grade diese Zwischenstufen beider Fortpflanzungsarten machen doch die Vorstellung ganz unhaltbar, als seien die heterogenen Generationsformen der cyclischen Fortpflanzung durch sog. »heterogene Zeugung« entstanden d. h. durch plötzliche sprungweise Umwandlung. Wenn Philosophen, denen diese Thatsachen fremd sind oder die sich mit Mühe in sie hineinarbeiten müssen, den Generationswechsel als eine Instanz für »heterogene Zeugung« anführen so ist das verzeihlich, von Naturforschern sollte es aber doch endlich einmal aufgegeben werden!

Alle übrigen Thatsachen, welche sonst noch für »heterogene

Zeugung« angeführt werden, lassen sich noch weniger für eine solche verwerthen, denn sie betreffen stets nur Veränderungen einzelner Theile eines Organismus, so z. B. die plötzliche Aenderung der Frucht oder Blüthe cultivirter Pflanzen. Der Begriff der sprungweisen Entwicklung verlangt aber eine totale Umänderung, er schliesst — wie dies v. Hartmann auch logisch völlig richtig annimmt — den Begriff des fixen Speciestypus ein, der nur als Ganzes umgeprägt werden, nicht aber stückweise abgeändert werden kann.

Nun kommt aber noch dazu, dass diese beobachteten sprungweise entstandenen Abänderungen einzelner Theile meistens nicht vererbt werden; die Obstsorten pflanzen sich nur durch Pfropfreiser d. h. durch Verewigung des Individnums fort, nicht durch eigentliche Fortpflanzung, durch Samen! Wenn wir nun aber nirgends plötzliche Abänderungen von grossem Betrage auftreten sehen, welche sich auf die Dauer vererben, wohl aber überall kleine Variationen bemerken, welche alle vererbt werden können, liegt da der Schluss nicht weit näher, dass sprungweise Abänderung nicht das Mittel ist, dessen sich die Natur zur Umwandlung der Arten bedient, dass vielmehr ein Summiren der kleinen Abweichungen stattfindet und mit der Zeit zu grossen Unterschieden führt? Oder ist es logisch, das Letztere deshalb zurückzuweisen, weil unsere Beobachtungszeit zu kurz ist, um lange Summationsreihen direkt verfolgen zu können, das Erstere aber anzunehmen, obgleich keine einzige Beobachtung dafür spricht? Ich denke, solange noch irgend welche Aussicht bleibt, aus der täglich beobachteten Erscheinung der kleinen Abweichungen die grossen abzuleiten, so lange haben wir kein Recht, zu dem gänzlich hypothetischen Erklärungsprincip sprungweiser Abweichungen zu flüchten.

Aber die Hypothese der heterogenen Zeugung entbehrt nicht nur der thatsächlichen Grundlage, sie lässt sich auch direkt als unhaltbar erweisen.

Sie ist unhaltbar deswegen, weil die Thätigkeit einer innern Umwandlungskraft die Anpassungen an die Lebensbedingungen unerklärt lässt, weil somit Naturzüchtung mit in Anspruch genommen werden muss zur Erklärung der Umwandlungen, weil aber ein Zusammenwirken von phyletischer Lebenskraft und

Naturzüchtung undenkbar ist, sobald man die Umwandlungen in Sprüngen erfolgend sich vorstellt.

Man illustrirt stets die supponirte »heterogene Zeugung« mit dem Paradigma des Generationswechsels, man denkt sich also die Entstehung einer neuen Thierform in der Weise, wie wir heute bei der cyclischen Fortpflanzung der Medusen die frei schwimmenden Glocken der Quallen von festgewachsenen Polypenstöckchen hervorsprossen sehen, oder durch innere Knospung (Trematoden) Saugwürmer von sog. Keimschläuchen; kurz man denkt sich, dass eine Thierform eine zweite stark abweichende Thierform plötzlich und selbstverständlich aus rein inneren Ursachen hervorbringe. Nun würde es aber ein unabweisliches Postulat an diese Theorie sein, dass durch einen solchen Process sprungweiser Entwicklung nicht etwa ein blosses Schema des neuen Thiertypus entstehe, sondern sogleich wirklich lebensfähige, in bestimmten Lebensverhältnissen ausdauernde, auf bestimmte Verhältnisse berechnete Individuen.

Jeder Naturforscher aber, der sich eingehend über die Beziehung vom Bau zur Lebensweise aufzuklären suchte, weiss, dass selbst die kleinen Unterschiede, welche Art von Art scheiden, stets eine Menge kleiner Structur-Abweichungen enthalten, welche sich auf ganz bestimmte Lebensbedingungen beziehen; er weiss, dass überhaupt bei jeder Thierart der gesammte Bau in allen seinen Theilen aufs Genaueste den speciellen Lebensbedingungen angepasst ist. Es ist nicht Uebertreibung, wenn ich sage, in allen seinen Theilen, denn auch die sogenannten »rein morphologischen Theile« könnten nicht anders sein, als sie sind, ohne andere Theile zu ändern, welche eine bestimmte Function ausüben. Ich will zwar nicht behaupten, dass auch bei sehr nahe verwandten Arten alle Theile des Körpers in gewisser Weise, wenn auch nur wenig voneinander abweichen müssten, obgleich es mir nicht unwahrscheinlich ist, dass eine genaue Vergleichung sehr häufig dieses Resultat liefern würde. Dass aber bei Thieren, welche in morphologischer Beziehung so weit voneinander abstehen, wie Quallen und Polypen, oder wie Saugwürmer und ihre Ammen, in jedem ihrer Theile anders gebaut sind, das kann man mit Bestimmtheit sagen.

Nun wäre zwar diese starke Abweichung in allen Theilen für

eine planmässig umgestaltende Kraft an und für sich kein Hinderniss, sie wird es aber dadurch, dass alle Theile des Organismus in ganz bestimmter Beziehung zu den äussern Lebensverhältnissen stehen müssen, soll anders der Organismus lebensfähig sein; alle Theile müssen auf das Genaueste bestimmten Lebensbedingungen angepasst sein. Wie soll das nun durch eine sprungweise umwandelnde Kraft zu Stande kommen können? Hartmann, der trotz seiner sehr anerkennenswerthen und weitausgedehnten naturwissenschaftlichen Kenntnisse doch unmöglich die intensive Ueberzeugung von der alle Systeme des Organismus durchdringenden Harmonie von Bau und Lebensbedingungen besitzen kann, welche eben nur die eigne Anschauung und Untersuchung zu geben im Stande ist, hilft sich einfach dadurch, dass er die Naturzüchtung nun als »auxiliäres Princip« der umbildenden Kraft zu Hülfe kommen lässt. Man sollte nicht denken, dass auch Naturforscher zu derselben Auskunft greifen könnten, und doch wird allgemein von den Anhängern der phyletischen Kraft und der sprungweisen Entwicklung die Naturzüchtung als das Princip herbeigezogen, welches die Anpassungen zu besorgen hat. Wann soll sie aber in Wirksamkeit treten? Wenn durch Keimes-Metamorphose eine neue Form entstanden ist, so muss diese von ihrem Entstehungs-Momente an bereits den neuen Lebensbedingungen angepasst sein, oder aber sie wird zu Grunde gehen! Es ist ihr keine Zeit gegönnt, noch eine Reihe von Generationen hindurch in unangepasstem Zustand zu verharren, bis durch Naturzüchtung die Anpassung glücklich erreicht ist. Entweder Naturzüchtung, oder phyletische Kraft, Beides zusammen ist undenkbar! Wenn es eine phyletische Kraft gibt, dann muss sie die Anpassungen selbst besorgen.

Man möchte mir hier vielleicht einwerfen, dass dasselbe Hinderniss auch einem solchen Umwandlungsprocess entgegenstünde, der sich in kleinen Schritten vollzieht, aber dem wäre nur dann so, wenn die Aenderung plötzlich vor sich ginge. Dies kommt aber — wie ich oben darzulegen suchte — jedenfalls nur sehr selten vor; in vielen Fällen (Mimicry) ändern sich die Bedingungen sogar erst durch die eintretende Form-Aende-

rung, also nachweisbar genau eben so allmälig als diese. Ganz ebenso muss es in allen andern Fällen sein, in welchen es überhaupt zur Umwandlung der bestehenden Form und nicht blos zum Aussterben der betreffenden Art kommt: Die Transmutation muss stets gleichen Schritt halten mit der Abänderung der Lebensbedingungen, denn änderten sich diese letzteren schneller, so könnte die Art im Kampfe mit den concurrirenden Arten nicht bestehen, sie müsste zu Grunde gehen.

Mit der sprungweisen Umwandlung der Arten ist auch die plötzliche Abänderung der Lebensbedingungen schon gegeben, denn eine Qualle lebt nicht, wie ein Polyp, ein Saugwurm nicht, wie seine Amme. Aus diesem Grunde kann die Naturzüchtung unmöglich ein Hülfsprincip der »heterogenen Zeugung« sein, sondern wenn eine solche sprungweise Umwandlung existirt, so muss sie die neue Form fix und fertig hinstellen, ausgerüstet zum Kampf ums Dasein, und angepasst in allen ihren Organen und Organsystemen an die speciellsten Bedingungen ihres neuen Lebens!

Wäre aber das nicht »reine Zauberei«? Und dabei ist noch nicht einmal in Anschlag gebracht, dass hier — wie oben bei dem Beispiel der Nachäffung — auch Ort und Zeit stimmen müssten! Die Forderung der prästabilirten Harmonie träte wieder heran, das für specielle Lebensbedingungen berechnete Thier dürfte auch nur genau in dem Zeitmoment der Erdgeschichte auftreten, in welchem diese Specialbedingungen alle erfüllt sind u. s. w.

Nein! Wer die unendlich zahlreichen und feinen Beziehungen annähernd kennen gelernt hat, welche in jeder Thierart die Einzelheiten des Baues mit der Function in Harmonie bringen, und wer sich diese Verhältnisse in ihrer zwingenden Kraft vor Augen hält, der kann unmöglich an der Idee einer sprungweisen Entwicklung der Thierformen festhalten. Wenn eine Entwicklung überhaupt stattgefunden hat, dann geschah sie in kleinen und kleinsten Schritten und sehr allmälig, so zwar, dass eine jede Abänderung Zeit hatte, sich mit den übrigen Theilen ins Gleichgewicht zu setzen, und so eine Succession von Abänderungen erst allmälig die ganze Umwandlung des Gesammt-Organismus und zugleich die vollständige Anpassung an neue Lebensbedingungen zu Stande brachte.

Aber nicht nur die sprungweise, sondern überhaupt eine jede Umwandlung ist zu verwerfen, welche auf dem Eingreifen eines metaphysischen Entwicklungsprincips basirt. Wem die bisher vorgebrachten Indicien gegen ein solches nicht genügen, der stelle sich doch einmal die Frage, wie und wo eigentlich ein solches Princip eingreifen soll? Ich meine eine Wirkung könne stets auch nur einen zureichenden Grund haben; genügt dieser eine, um sie hervorzurufen, so bedarf es keines zweiten mehr. Der Zeiger der Uhr dreht sich mit Nothwendigkeit in bestimmter Zeit einmal im Kreise herum, sobald die Feder, welche den Mechanismus in Bewegung setzt, aufgezogen ist; bei einer nicht aufgezogenen Uhr könnte vielleicht eine geschickte menschliche Hand dem Zeiger dieselbe Bewegung ertheilen, dass aber die Uhr zugleich von der Feder und von einer Hand dieselbe Bewegung erhalten könne, die sie durch eine dieser beiden Kräfte allein schon erhalten würde, ist unmöglich, weil der Zeiger seine Bewegung nur einer Ursache verdanken kann. So scheint mir können auch die Variationsketten, welche die Transmutationen ausmachen, nicht zugleich von physischen und von metaphysischen Ursachen bestimmt werden, sondern entweder von diesen, oder von jenen.

Von keiner Seite wird es bestritten, dass wenigstens ein Theil der Vorgänge organischen Lebens auf dem mechanischen Zusammenwirken physischer Kräfte beruht. Wie soll es nun denkbar sein, dass in dem Gang dieser causalen Kräfte plötzlich Pausen eintreten und eine zweckthätige Kraft dafür eintritt, um später wieder die physischen Kräfte ans Ruder zu lassen? Für mich ist dies eben so undenkbar, wie die Vorstellung, dass der Blitz zwar die elektrische Entladung einer Gewitterwolke ist, deren Bildung und elektrische Spannung von causalen Kräften abhängt, deren Zeit und Ort rein durch solche Kräfte bestimmt wird, dass aber der Donnerer Zeus dennoch es in seiner Macht hat, nach seinem Willen den Blitzstrahl auf das Haupt des Schuldigen zu lenken!

Wenn ich nun auch die Möglichkeit oder Denkbarkeit eines gleichzeitigen Zusammenwirkens von teleologischen und causalen Kräften zur Erreichung einer Wirkung in Abrede stellen und die alleinige Berechtigung der rein mechanischen Auffassung der Naturvorgänge festhalten muss, so glaube ich doch nicht, dass wir deshalb darauf zu verzichten brauchen, die Existenz einer zweck-

thätigen Kraft anzuerkennen, nur müssen wir sie nicht in den Mechanismus der Welt direkt mit eingreifend uns vorstellen, sondern vielmehr hinter demselben als die letzte Ursache dieses Mechanismus.

Baer weist uns selbst darauf hin, wenn er auch die vollen Consequenzen aus seinen Argumenten nicht zieht.

Mit vollem Rechte betont Derselbe in seinem an schönen und grossen Gedanken überaus reichen Buche ganz besonders, dass der Begriff der Nothwendigkeit (Causalität) und der des Zweckes sich keineswegs auszuschliessen brauchen, vielmehr in gewisser Weise ganz wohl mit einander verbunden sein können. So erreicht der Uhrmacher seinen Zweck, die Uhr, dadurch, dass er die Spannkraft einer Feder mit einem Räderwerk in Verbindung setzt, also durch Benutzung physikalischer Nothwendigkeiten; der Bauer verfolgt seinen Zweck, eine Kornärndte zu erhalten, dadurch, dass er Samen in Ackerland ausstreut, der Same aber muss mit absoluter Nothwendigkeit keimen, wenn er dem Einflusse der Wärme, des Bodens, der Feuchtigkeit ausgesetzt wird u. s. w. So unzweifelhaft sich in diesen Beispielen eine Kette von Nothwendigkeiten mit einer teleologischen Kraft, dem Willen eines Menschen verbindet, so geht doch grade aus diesen Beispielen hervor, dass überall da, wo wir ein Ziel oder einen Erfolg durch Nothwendigkeiten erreicht sehen, die zwecksetzende Kraft nicht in den einmal begonnenen Ablauf der Nothwendigkeitsketten eingreift, dass sie vielmehr nur vor dem ersten Anfang dieser Nothwendigkeiten thätig ist, indem sie dieselbe combinirt und in Bewegung setzt. Von dem Augenblick an, in welchem der Mechanismus der Uhr in Harmonie zusammengestellt und die Feder aufgezogen worden ist, geht die Uhr ohne weitere Betheiligung des Uhrmachers, wie das Saatkorn, einmal in die Erde gelegt, sich ohne Zuthun des zwecksetzenden Bauern zur Pflanze entwickelt.

Wenden wir dies auf die Entwicklung der organischen Welt an, so werden die Vertheidiger einer mechanischen Entwicklung der organischen Natur durchaus nicht gezwungen sein, eine teleologische Kraft zu läugnen, sie werden dieselbe nur dahin verlegen müssen, wo sie allein wirksam sein kann: an den Anfang der Dinge.

Auf dem Gebiete der anorganischen Natur zweifelt Niemand mehr an dem rein mechanischen Zusammenhang der Erscheinungen. Regen und Sonnenschein treten für uns nicht nach göttlicher Laune ein, sondern nach göttlichen Naturgesetzen. In dem Masse als die Erkenntniss der Naturvorgänge voranschritt, musste der Punkt zurückgeschoben werden, an welchem die göttliche Allmacht zwecksetzend in die Naturprocesse eingreift oder wie der unbekannte Verfasser der Kritik der Philosophie des Unbewussten *) sich ausdrückt, aller Fortschritt in der Erkenntniss der Naturvorgänge beruht »auf der fortschreitenden Elimination des Wunderbegriffs«. Jetzt glauben wir auch die organische Natur als Mechanismus erkannt zu haben. Aber folgt nun daraus die gänzliche Läugnung einer letzten Welt-Ursache? Gewiss nicht, vielmehr wird grade die in den Erscheinungen der lebenden Natur noch viel deutlicher hervortretende »Zielstrebigkeit« (v. Baer) noch energischer zu der Ueberzeugung drängen, dass das harmonische Zusammenwirken der physischen Kräfte, ihre Verbindung zu dem grossen Welt-Mechanismus eine gemeinsame Wurzel, anthropomorph ausgedrückt: einen Weltmechaniker voraussetzt, der die Kräfte der Materie so gegeneinander abwog, dass eine vernünftige Welt dabei herauskommen musste. Es wäre eine grosse Selbsttäuschung, wollte Jemand glauben, die Welt begriffen zu haben, wenn es ihm gelang, die Naturerscheinungen auf einen Mechanismus zurückzuführen. Er vergässe dabei, dass dieser selbst doch auch wieder seinen Grund haben muss und zwar einen teleologischen, zwecksetzenden Grund.

Man sage nicht, es sei gleichgültig, diesen letzten Grund anzunehmen, oder nicht, da wir ihn doch nicht erkennen könnten. Freilich liegt er jenseits unseres Erkenntnissvermögens in dem dunkeln Gebiete der Metaphysik, er lässt sich nur als vorhanden erschliessen, alle Versuche aber, ihm näher zu kommen, haben stets nur zu einem Bilde oder zu einer Formel geführt.

Dennoch liegt ein Fortschritt der Erkenntniss in der Annahme einer teleologischen Weltursache. Er lässt sich wohl vergleichen mit demjenigen, welchen gewisse Ergebnisse der neueren Sinnes-

---

*) Das Unbewusste vom Standpunkte der Physiologie und Descendenztheorie. Berlin 1872. S. 16.

Physiologie mit sich geführt haben. Wir wissen heute, dass die Bilder, welche uns unsere Sinne von der Aussenwelt liefern, nicht »wirkliche Abbilder von irgend einem Grade der Aehnlichkeit« sind*), sondern nur Zeichen für gewisse Qualitäten der Aussenwelt, welche als solche in dieser nicht existiren, vielmehr lediglich unserem Bewusstsein angehören. Wir wissen also sicher, dass die Welt nicht so ist, wie wir sie wahrnehmen, dass wir das »Ding an sich« nicht erkennen können, dass das Reale stets für uns transscendent bleiben wird. Wer wollte aber bestreiten, dass in dieser Erkenntniss ein bedeutender Fortschritt enthalten ist, trotzdem dieselbe zum grossen Theil negativer Natur ist? Wie wir aber hinter der Erscheinungswelt unserer Sinne eine wirkliche Welt annehmen müssen, von deren wahrem Wesen wir nur unvollkommene (nämlich nur in Bezug auf Zeit und Raum der Realität entsprechende) Kenntniss erhalten, so müssen wir hinter den zweckmässig oder »zielstrebig« zusammenwirkenden Kräften der Natur eine ihrem Wesen nach nicht weiter erkennbare Ursache erschliessen, von der wir eben nur das Eine mit Bestimmtheit aussagen können, dass sie eine teleologische sein muss. Wie die erste Erkenntniss uns erst den wahren Werth unserer Sinneseindrücke erkennen lässt, so lässt die zweite uns erst die wahre Bedeutung des Welt-Mechanismus ahnen.

In beiden Fällen erfahren wir freilich nicht viel mehr, als dass hier noch Etwas vorhanden ist, was wir nicht erkennen, aber in beiden Fällen ist diese negative Erkenntniss von grösstem Werthe. Das Bewusstsein, dass hinter dem für uns allein begreiflichen Mechanismus der Welt noch eine unbegreifliche, teleologische Weltursache liegt, bedingt eine ganz andere, der materialistischen gradezu entgegengesetzte Weltanschauung. Sehr richtig und schön sagt Baer: »Einen Zweck können wir uns nicht anders denken, als von einem Wollen und Bewusstsein ausgehend. In einem solchen wird denn auch wohl das Zielstrebige seine tiefste Wurzel haben, wenn es uns als eben so vernünftig wie nothwendig erscheint.« Denken wir uns eine diese Welt wollende, göttliche Allmacht als letzten Grund der Materie und der ihr anhaftenden

*) Vergleiche: Helmholtz, Populäre wissenschaftl. Vorträge. Heft 2. Braunschweig 1872.

Naturgesetze, so versöhnen wir damit die scheinbar unvereinbaren Gegensätze des Mechanismus und der Teleologie. Wie Hartmann an einer Stelle von der »immanenten Teleologie« einer Maschine redet, so könnte man von der immanenten Teleologie der Welt reden, weil die einzelnen Kräfte der Materie grade so gegeneinander abgemessen sind, dass sie die gewollte Welt hervorbringen müssen, wie die Räder und Hebel einer Maschine das beabsichtigte Fabrikat.

Wenn aber gefragt wird, wie denn das Geistige, das Empfindende, Wollende und Denkende in uns selbst und in der übrigen Thierwelt in den mechanischen Process der organischen Entwicklung hineinpasse, ob denn auch die Entwicklung der Seele als rein mechanischen Gesetzen folgend gedacht werden könne, so antworte ich unbedenklich mit den reinen Materialisten bejahend, wenn ich auch nicht mit ihnen harmonire in der Art wie sie diese Erscheinungen aus der Materie herleiten. Denn Denken und Ausdehnung sind heterogene Dinge und das Eine kann nicht als Produkt des Andern betrachtet werden. Aber warum sollte der alte Gedanke der »beseelten Materie« nicht wieder aufgenommen werden, wie dies wohl zuerst wieder von dem ungenannten Kritiker der »Philosophie des Unbewussten« geschehen ist, und wie kürzlich auch Fr. Vischer sich, wenn auch nur gelegentlich und flüchtig, in diesem Sinne ausgesprochen hat*)? und sollte damit nicht eine brauchbare Formel zur Erklärung sonst gänzlich unvermittelter Erscheinungen gefunden sein?

Der ungenannte Kritiker bezeichnet die Annahme einer Empfindung der Atome als eine »fast unvermeidliche Hypothese« (S. 62); »unvermeidlich deshalb, weil, wenn die Empfindung nicht eine allgemeine Ureigenschaft der constituirenden Elemente der Materie wäre, schlechterdings nicht einzusehen wäre, wie durch formelle Potenzirung und Integration derselben das uns bekannte Empfindungsleben der Organismen sollte entstehen können«. — »Es ist unmöglich, dass aus rein äusserlichen Elementen,

---

*) Studien über den Traum.' Beilage zur Augsburger Allgem. Zeitung vom 14. April 1876.

Auch Haekel schliesst sich in seiner neuesten, oben angeführten Schrift „die Perigenesis der Plastidule" Berlin 1876, dieser Auffassung an. Siehe: S. 38 u. folgende.

die jeder Innerlichkeit entbehren, plötzlich bei einer gewissen Art der Zusammensetzung eine Innerlichkeit hervorbrechen sollte, die sich immer reicher und reicher entfaltet; so gewiss vielmehr die Naturwissenschaft überzeugt ist, dass in der Sphäre der Aeusserlichkeit die höheren (organischen) Erscheinungen doch nur Combinationsresultate oder Summationsphänomene der elementaren Atomkräfte sind, ebenso gewiss kann sie, wenn sie sich einmal ernstlich mit dieser andern Frage beschäftigt, sich der Ueberzeugung nicht verschliessen, dass auch die Empfindungen höherer Bewusstseinsstufen nur Combinationsresultate oder Summationsphänomene der Elementarempfindungen der Atome sein können, wenngleich letztere als solche immer unterhalb der Schwelle der höheren Gruppenbewusstseine bleiben. In dem Verkennen dieser Doppelseitigkeit der objectiven Erscheinung — »liegt der Grundfehler alles Materialismus und alles subjectiven Idealismus. So unmöglich der Versuch des letzteren ist, die äusseren Erscheinungen des räumlichen Daseins aus Functionen der Innerlichkeit und deren Combinationen zu construiren, ebenso unmöglich ist das Bestreben des ersteren, aus irgend welchen Combinationen äusserlicher, räumlicher Kraftfunctionen eine innerliche Empfindung aufzubauen«.

Es liegt mir fern, auf diese Fragen näher einzugehen, ich habe sie nur berühren wollen, um anzudeuten, dass mir auch von dieser Seite her kein Hinderniss für eine rein mechanische Auffassung des Weltprocesses vorzuliegen scheint. Möge man überhaupt dem Naturforscher verzeihen, wenn er auf philosophisches Gebiet hinüberzustreifen versuchte. Es geschah aus dem Wunsche, ein Kleines beitragen zu können zu der Verständigung zwischen den neuen Erkenntnissen der Naturforschung und den Ergebnissen der Speculation zu der Erreichung des von beiden Seiten angestrebten Zieles: einer mit dem Erkenntnissstande unserer Zeit stimmenden, in sich harmonischen und befriedigenden Weltanschauung.

Ich glaube gezeigt zu haben, dass die Selectionstheorie keineswegs — wie stets angenommen wird — zum Läugnen einer teleologischen Weltursache und zum Materialismus führen muss, und hoffe damit dem Durchdringen dieser in ihrer Tragweite kaum zu überschätzenden Lehre den Weg geebnet zu haben. Denn Viele und nicht die Schlechtesten gelangten nicht zu einer unbefangenen Prüfung der Thatsachen, weil sie die ihnen unvermeidlich schei-

nende Consequenz materialistischer Weltanschauung von vornherein zurückschreckte. Mechanismus und Teleologie schliessen einander nicht aus, sie bedingen sich vielmehr gegenseitig, ohne Teleologie wäre kein Mechanismus, sondern nur ein wirres Durcheinander roher Kräfte, und ohne Mechanismus keine Teleologie, denn wie sollte dieselbe ihre Zwecke ausführen?*)

Sehr richtig sagt v. Hartmann: »Der denkbar vollkommenste Mechanismus wäre zugleich die denkbar vollkommenste Teleologie.« Als einen solchen denkbar vollkommensten Mechanismus möge man sich denn die Welt der Erscheinungen vorstellen. Bei einer solchen Auffassung werden die Befürchtungen schwinden, es möchte durch die neuen Anschauungen den Menschen das Beste abhanden kommen, was sie besitzen: Sittlichkeit und ächt humane Geistescultur. Wer mit Baer die Naturgesetze als die »permanenten Willensäusserungen eines schaffenden Princips« ansieht, für den ist es klar, dass ein weiterer Fortschritt in der Erkenntniss dieser Gesetze den Menschen nicht von der Bahn fortschreitender Vervollkommnung ablenken, sondern ihn fördern muss, dass die Erkenntniss der Wahrheit unmöglich einen Rückschritt bedeuten könne, möge dieselbe nun lauten wie sie wolle. Man stelle sich kühn auf den Boden der neuen Erkenntniss und ziehe die richtigen Consequenzen aus ihr und wir werden weder Sittlichkeit, noch das beruhigende Gefühl einem harmonischen Weltganzen als nothwendiges, entwicklungsfähiges und einem Ziele zustrebendes Glied eingefügt zu sein aufgeben müssen.

Eine andere Art aber des Eingreifens göttlicher Allmacht in die Vorgänge des Weltprocesses als durch Setzung der letzten dieselben hervorrufenden Kräfte ist zum mindesten für den Naturforscher unannehmbar. Wohl sind wir noch weit entfernt, den Mechanismus, der die organische Welt hervorruft auch nur einigermassen vollständig zu verstehen, wir befinden uns noch in den ersten Anfängen der Erkenntniss. Dass aber die organische Welt so gut als die anorganische auf mechanischen Kräften allein beruht, zu dieser Ueberzeugung können wir jetzt schon gelangen, denn zu ihr führen nicht nur die Resultate specieller, auf abgegrenzten Gebieten ange-

*) Vergleiche Hartmann a. a. O. S. 158.

stellter Forschungen, sondern eben so sehr allgemeine Erwägungen. Mag man aber auch die zwingende Kraft dieser Argumente nicht anerkennen, mag man sich daran festklammern, dass der Inductionsbeweis gegen das Vorhandensein einer »phyletischen Lebenskraft« nur an ganz vereinzelten Punkten geführt ist, oder daran, dass er überhaupt nie vollständig d. h. an allen Punkten wird geführt werden können, immer wird man zugeben müssen, dass für den Naturforscher die mechanische Auffassung der Natur die einzig mögliche ist, dass er gar nicht berechtigt ist, dieselbe aufzugeben, ehe ihm nicht das Eingreifen teleologischer Kräfte in den Verlauf des organischen Entwicklungsprocesses nachgewiesen wird. Und so wird es in jedem Falle nicht gleichgültig sein können, ob eine von Vielen nothwendig anzunehmende Naturauffassung vereinbar mit der Vorstellung eines Weltzweckes und eines letzten zwecksetzenden Princips der Welt ist, denn der Werth, den wir dem eignen Leben und Streben beilegen können, hängt lediglich hiervon ab. So mag denn das End- und Hauptresultat dieser Schrift in dem versuchten Nachweise gefunden werden, dass die mechanische Naturauffassung sich mit einer teleologischen Weltauffassung nicht nur verbinden lasse, sondern mit ihr verbunden werden müsse.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Figg. 1—12 stellen sämmtlich die Raupe von Macroglossa Stellatarum (Taubenschwanz) dar, alle aus den Eiern eines Weibchens gezogen. Die meisten Figuren sind vergrössert, wenn auch oft nur ganz unbedeutend; in diesem Fall gibt die beigefügte Linie die natürliche Grösse an.

Fig. 1. Stadium I; ein Räupchen unmittelbar nach dem Ausschlüpfen; natürliche Grösse 0,2 Centim.

Fig. 2. Stadium II; kurz nach der ersten Häutung; natürliche Grösse 0,7 Centim.

Figg. 3—12. Stadium V; die hauptsächlichsten Farben-Variationen.

Fig. 3. Das einzige lila gefärbte Exemplar der ganzen Zucht; natürliche Grösse 3,8 Centim.

Fig. 4. Hellgrüne Form (seltner) mit nach unten verwaschener Subdorsale.

Fig. 5. Grüne Form (seltner) mit sehr stark und dunkel markirter Zeichnung (Dorsale und Subdorsale); natürliche Grösse 4,9 Centim.

Fig. 6. Dunkelbraune Form (häufig); natürliche Grösse 4 Centim.; bei dieser Figur ist die feine Chagrinirung der Haut durch die weisse Punktirung angedeutet, bei den übrigen ist sie ganz oder theilweise weggelassen, nur bei 8 und 10 noch ebenfalls angegeben.

Fig. 7. Hellgrüne Form (häufig); natürliche Grösse 4 Centim.

Fig. 8. Hellbraune Form (häufig); natürliche Grösse 3,5 Centim.

Fig. 9. Scheckiges Exemplar, das einzige der ganzen Zucht; natürliche Grösse 5,5 Centim.

Fig. 10. Graubraune Form (selten).

Fig. 11. Eine der Uebergangsformen zwischen dunkelbraun und grün, Rücken-Ansicht.

Fig. 12. Hellgrüne Form mit sehr schwachem Dorsalstreif (er ist in der Abbildung zu stark angegeben). Rücken-Ansicht.

Figg. 13—15. Deilephila Vespertilio.

Fig. 13. Stadium III. (?) Die Subdorsale trägt gelbe Flecken; natürliche Grösse 1,5 Centim.

Fig. 14. Stadium IV. Die Subdorsale ist durh vollständige Ringflecke unterbrochen, deren weisser Spiegelfleck von schwarzem Hof eingefasst wird und in seinem Centrum einen röthlichen Kern trägt; natürliche Grösse 3 Centim.

Fig. 15. Stadium V; kurz nach der vierten Häutung. Subdorsale vollständig geschwunden, Ringflecke etwas unregelmässig und mit breiterem Hofe; naturliche Grösse 3,5 Centim.

Fig. 16. Sphinx Convolvuli, Stadium V, braune Form. Subdorsale auf Segment 1—3 erhalten, sonst nur hier und da in kleinen Bruchstücken; an der Kreuzungsstelle der (idealen) Subdorsale mit den Schrägstrichen stehen grosse, helle Flecke; natürliche Grösse 7,8 Centim.

Tafel II.

Figg. 17—22. Entwicklung der Zeichnung bei Chaerocampa Elpenor.

Fig. 17. Stadium I. Räupchen einige Tage nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei; natürliche Grösse 7,5 Millim.

Fig. 18. Stadium II. Räupchen nach der ersten Häutung. Grösse 9 Millim.

Fig. 19. Stadium II; unmittelbar vor der zweiten Häutung (hierzu Fig. 30). Grösse 13 Millim.

Fig. 20. Stadium III; nach der zweiten Häutung. Grösse 20 Millim.

Fig. 21. Stadium IV; nach der dritten Häutung (hierzu Fig. 32 und 33). Grösse 4 Centim.

Fig. 22. Stadium V; nach der vierten Häutung. Ausser auf Segment vier und fünf ist nur eine schwache Andeutung von Augenflecken auf dem dritten Segment, keine auf Segment 6—10 zu erkennen.

Fig. 23. Stadium VI; nach der fünften Häutung. Die Subdorsallinie ist in schwacher Andeutung auf den Segmenten 6—10 zu erkennen, auf 11, sowie auf 1—3 sehr deutlich. Wiederholungen der Augenflecke als schwarze unregelmässige Flecke über und unter der Subdorsallinie auf Segment 6—11; auf Segment 5—10 je ein kleiner heller Punkt (Rückenpunkt) nahe dem Hinterrand und höher als die Subdorsallinie. Raupe ausgewachsen.

Figg. 24—28 geben die Entwicklung der Zeichnung von Chaerocampa Porcellus.

Fig. 24. Stadium I; unmittelbar nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei. Grösse 3,5 Millim.

Fig. 25. Stadium II; nach der ersten Häutung. Grösse 10 Mill.

Fig. 26. Stadium III; nach der zweiten Häutung. Grösse 2,6 Centim.

Fig. 27. Die Augenflecken auf demselben Stadium, Subdorsallinie besonders auf Segment 4 bedeutend abgeblichen; in derselben Stellung gezeichnet wie in der vorhergehenden Figur; Lupenvergrösserung.

Fig. 28. Stadium IV; nach der dritten Häutung; entspricht genau dem Stadium VI. von Ch. Elpenor. Dorsalansicht mit halb eingezogenen vordern Segmenten (Schreckstellung der Raupe!). Augenflecke auf Segment 5 weniger entwickelt, als bei Elpenor, Wiederholungen der Augenflecke als diffuse schwarze Flecke auf allen folgenden Segmenten bis 11; genau wie bei Elpenor stehen auf den Segmenten 5 bis 11 je zwei helle Punkte; Subdorsallinie nur noch auf Segment 1—3 sichtbar. Grösse 4,3 Centim.

Fig. 29. Chaerocampa Syriaca, nach einem aufgeblasenen Exemplar aus der Lederer'schen Sammlung, jetzt im Besitz des Herrn Dr. Staudinger. Grösse 5,3 Centim.

Fig. 30. Die erste Anlage der Augenflecke bei Chaerocampa Elpenor Stadium II. (entsprechend der Fig. 19 auch in der Stellung, so dass links das Kopfende der Raupe zu denken ist). Die Subdorsallinie macht eine leichte Krümmung auf Segment 4 und 5.

Fig. 31. Augenflecke auf Stadium III. der Raupe von Fig. 20, aber etwas weiter entwickelt (Raupe unmittelbar vor der dritten Häutung). Stellung wie in Fig. 20.

Fig. 32 und **33.** Augenflecke auf Stadium IV. der Raupe, entsprechend der Fig. 21 und zwar ist *A* der Augenfleck des vierten Segmentes, *B* der des fünften.

Fig. 33. Augenfleck auf Stadium V. der Raupe von Ch. Elpenor; vom vierten Segment.

Die **Figg. 30—33** sind aus freier Hand bei Lupenvergrösserung gezeichnet.

Fig. 34. Darapsa Choerilus Cram. aus Nordamerika, ausgewachsene Raupe mit eingezogenen vordern Segmenten, Copie nach Abbot & Smith.

Fig. 35. Chaerocampa Tersa aus Nordamerika, ausgewachsene Raupe, Copie nach Abbot & Smith.

Fig. 36. Das sechste Segment der erwachsenen Raupe von Papilio-Arten und zwar *A:* P. Hospiton aus Corsica, *B:* P. Alexanor aus Südfrankreich, *C:* P. Machaon aus Deutschland, *D:* P. Zolicaon aus Californien.

Tafel III.

Figg. 37—44. Entwicklung der Zeichnung bei Deilephila Euphorbiae.

Fig. 37. Stadium I. Junges Räupchen kurz nach dem Ausschlüpfen. Natürliche Grösse 5 Millim.

Fig. 38. Ein ebensolches unmittelbar nach dem Ausschlüpfen, stärker vergrössert. Natürliche Grösse 4 Millim.

Fig. 39. Stadium II. Raupe unmittelbar nach der ersten Häutung; die Fleckenreihe ist deutlich durch einen Lichtstreif verbunden (Rest des Subdorsalstreifens). Natürliche Grösse 17 Millim.

Fig. 40. Stadium III; nach der zweiten Häutung; die fünf letzten Segmente vergrössert gezeichnet. Nur eine Reihe grösserer weisser

Flecken auf schwarzem Grunde (Ringflecke); Subdorsalstreif völlig verschwunden; die vorher noch fehlenden Chagrin-Fleckchen jetzt aufgetreten und zwar in verticalen Reihen, nur durch den Ringfleck unterbrochen. Unterhalb desselben einige schon grössere Chagrin-Fleckchen, aus denen später der zweite Ringfleck wird. Natürliche Grösse der ganzen Raupe 21 Millim.

Fig. 41. Stadium IV. Dieselbe Raupe nach der dritten Häutung. Veränderung der Färbung des Grundes aus Grün in Schwarz und zwar dadurch entstanden, dass die in Fig. 40 vom Ringfleck ausgehenden schwarzen Zipfel an Breite bedeutend zugenommen haben, so dass zwischen ihnen nur noch ein schmales grünes Dreieck übrig bleibt. Die Chagrinfleckchen unterhalb des Ringfleckens sind grösser geworden, aber noch nicht zusammen verschmolzen.

Fig. 42. Stadium III. Raupe gleichaltrig mit Fig. 40, aber bereits mit zwei Reihen von Ringflecken. Natürliche Grösse der ganzen Raupe 32 Millim.

Fig. 43. Stadium V. Raupe vom Kaiserstuhl. Variation mit nur einer Reihe von Ringflecken und mit rothen Kernflecken auf den Spiegelflecken. Natürliche Grösse 5 Centim.

Fig. 44. Stadium V. Raupe vom Kaiserstuhl (wie auch die drei vorhergehenden). Die grünen Dreiecke am Hinterrand der Segmente von Fig. 42 haben sich in Roth umgewandelt. Natürliche Grösse 7,5 Centim.

Fig. 45. Deilephila Galii Stadium IV. Subdorsale mit offnen Ringflecken. Natürliche Grösse 3,4 Centim.

Fig. 46. Deilephila Galii. Ausgewachsene Raupe (Stad. V.). Braune Variation mit schwacher Entwicklung der Chagrinirung; Subdorsale vollständig geschwunden. Natürliche Grösse 6 Centim.

Fig. 47. Dieselbe Art in demselben Stadium; schwarze Variation mit starker Entwicklung der Chagrinfleckchen; Aehnlichkeit mit Deil. Euphorbiae.

Fig. 48. Dieselbe Art in demselben Stadium; gelbe Variation ohne jede Spur von Chagrinfleckchen.

Fig. 49. Deilephila Vespertilio. Drei Lebensstadien der Art, welche zugleich drei phyletische Stadien der Gattung repräsentiren. *A* Lebensstadium III. = der phyletischen Stufe 3 (Subdorsale mit offnen Ringflecken); *B* Lebensstadium IV. = der phyletischen Stufe 4 (Subdorsale mit geschlossenen Ringflecken); *C* Lebensstadium V. = der phyletischen Stufe 5 (Subdorsale verschwunden; nur eine Reihe von Ringflecken).

Fig. 50. Deilephila Zygophylli aus Süd-Russland Stad. V. Nach einem aufgeblasenen Exemplar der Staudinger'schen Sammlung. Bei diesem Individuum sind die Ringflecke wegen des sehr dunkeln Grundes nur schwer zu bemerken, dennoch aber andeutungsweise vorhanden und im Leben wahrscheinlich deutlicher gewesen. *A* Offener Ringfleck von einem andern Exemplar derselben Art, ebendaher.

Fig. 51. Deilephila Nicaea aus Südfrankreich, Stadium V. Copie nach Duponchel.

Tafel IV.

Fig. 52. Sphinx Convolvuli, Stadium V. Segment 10—8; braune Variation mit sehr deutlichen weissen Punkten an der Kreuzungsstelle der geschwundenen Subdorsale mit den ebenfalls geschwundenen hellen Schrägstrichen.

Fig. 53. Anceryx Pinastri. *a* und *b* Räupchen unmittelbar nach dem Ausschlüpfen. Natürliche Grösse 6 Millim.

Fig. 54. Dieselbe Art, Stadium II. Subdorsale, Supra- und Infrastigmale entwickelt. Natürliche Grösse 15 Millim.

Fig. 55. Smerinthus Populi, Stadium I. unmittelbar nach dem Ausschlüpfen, noch ohne jede Zeichnung. Natürliche Grösse 6 Millim.

Fig. 56. Dieselbe Art am Ende des ersten Stadiums; Seitenansicht. Natürliche Grösse 1,3 Centim.

Fig. 57. Dieselbe Art Stadium II. Subdorsale undeutlich, der erste und letzte der Schrägstriche stärker als die übrigen. Natürliche Grösse 1,4 Centim.

Fig. 58. Deilephila Hippophaes, Stadium III. Die Subdorsale mit offnem Ringfleck auf Segment 11. *A* Segment 11 etwas stärker vergrössert. Natürliche Grösse 3 Centim.

Fig. 59. Dieselbe Art, Stadium V. Sekundäre Ringflecke auf sechs Segmenten (von 10—5).

Fig. 60. Dieselbe Art, Stadium V; trägt je ein oder zwei rothgefärbte Chagrinfleckchen auf den Segmenten 10—4 an Stelle der Ringflecke von Fig. 59. Natürliche Grösse 6,5 Centim.

Fig. 61. Dieselbe Art, Stadium V. Die Segmente 9—6 eines andern Individuums stärker vergrössert. Auf Segment 9 und 8 je ein Ringfleck mit Andeutung seiner Entstehung aus je zwei Chagrinfleckchen; auf Segment 7 zwei rothgefärbte Chagrinfleckchen, auf Segment 6 nur einer.

Fig. 62. Deilephila Livornica (Europa) im letzten Stadium; grüne Form. Copie nach Boisduval.

Fig. 63. Pterogon Oenotherae, Stadinm IV. Natürliche Grösse 3,7 Centim.

Fig. 64. Dieselbe Art im gleichen Stadium; die letzten Segmente in Rückenansicht.

Fig. 65. Dieselben Segmente in Stadium V. Der Augenfleck vollständig ausgebildet.

Fig. 66. Saturnia Carpini, Raupe aus Freiburg: Stad. III. Natürliche Grösse 15 Millim.

Fig. 67. Dieselbe Art, Raupe aus Genua; Stadium IV. Natürliche Grösse 20 Millim.

Fig. 68. Dieselbe Art, Raupe aus Freiburg; Stadium III. Die Segmente 8 und 9 in Rückenansicht. Natürliche Grösse der Raupe 15 Millim.

Fig. 69. Dieselbe Raupe; Segment 8 in Seitenansicht.

Fig. 70. Smerinthus Ocellata, ausgewachsene Raupe mit deutlicher Subdorsale auf den sechs vordern Segmenten. Die Chagrinirung ist nur im Contur etwas angegeben, sonst weggelassen. Natürliche Grösse 7 Centim.

Tafel V.

Figg. 71–**75** stellen die Segmente [illegible] respective auch **10 der** Raupe von Saturnia Carpini [illegible] Form [illegible] und zwar in **Rücken**-ansicht und alle aus demselben Stadium IV. Der Kopf der **Raupe ist** nach oben gerichtet zu denken [illegible] Segment ist also **das achte.**

Fig. 71. Saturnia Carpini [illegible] Variation.

Fig. 72. Hellere Variation.

Fig. 73. Noch hellere Variation.

Fig. 74. [illegible] Variation [illegible] auf den **Segmen**-ten [illegible] noch mehr zurück [illegible]

Fig. 75. Hellste Variation.

Die **Figg. 76**–**80** [illegible] in **kleinerem** Maassstab [illegible] **selten** [illegible] **sogar** [illegible]

Fig. 76. Saturnia Carpini [illegible] Form. **Segment** S. Stadium V.

Fig. 77. [illegible] Stadium VI.

Figg. 78, 79 und **80.** Saturnia [illegible] **Form.** [illegible]

Fig. 78. [illegible]

Fig. 79. [illegible]

Fig. 80. [illegible]

Figg. 81–**86.** [illegible] Form. **Stad. IV.** [illegible]

[illegible] **Fig. 81** [illegible] **kleine** [illegible]

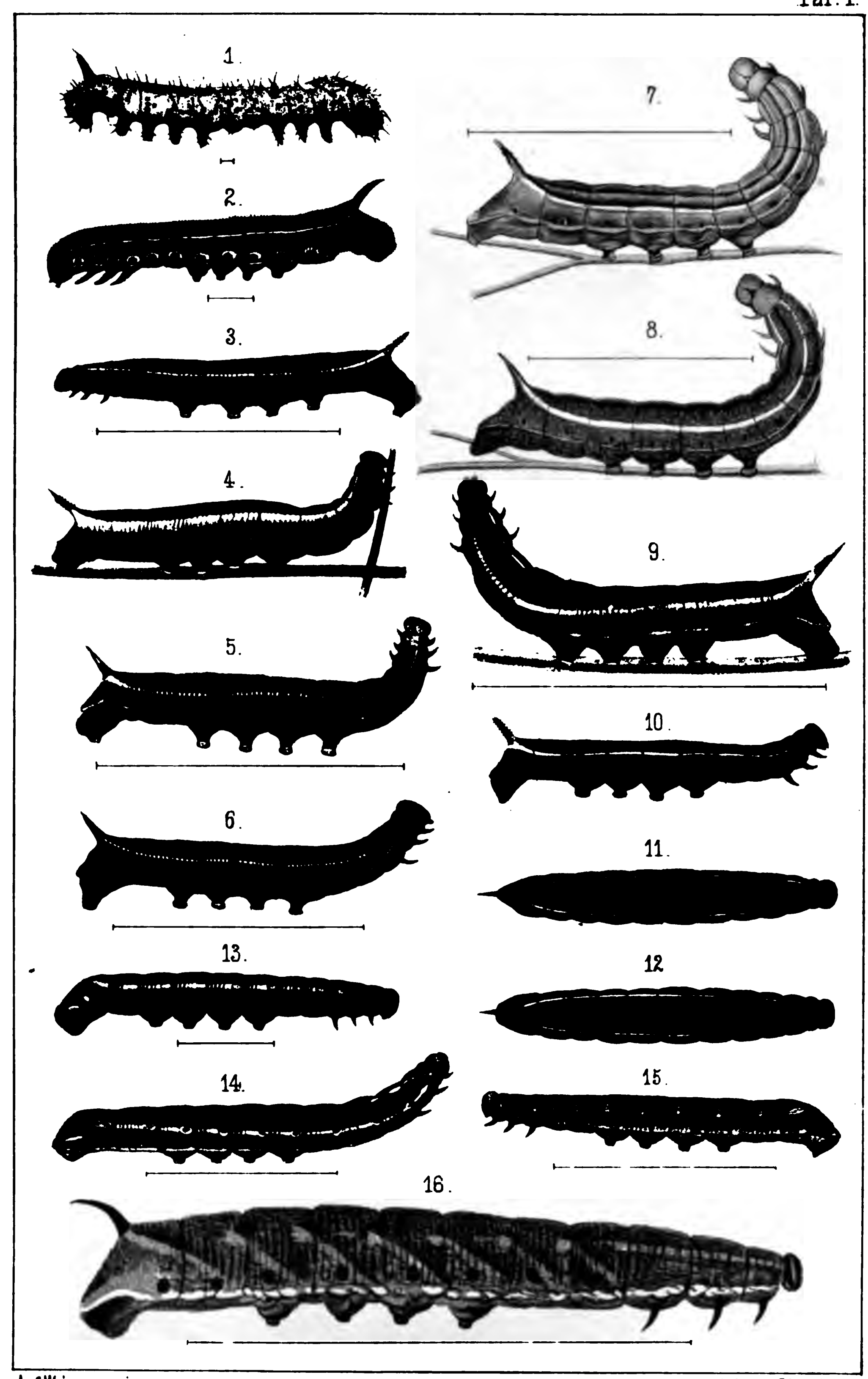
Fig. 82. [illegible]

Fig. 83. [illegible] **grünen Flecken** [illegible]

Fig. 84. [illegible] **auch in**

Fig. 85. [illegible] **Schwarz** [illegible]

Fig. 86. [illegible]



Aug. Weismann pinx.

Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.

Tafel V.

Figg. 71—75 stellen die Segmente 8 und 9, respective auch 10 der Raupe von Saturnia Carpini (deutsche Form) vor und zwar in Rückenansicht und alle aus demselben Stadium IV. Der Kopf der Raupe ist nach oben gerichtet zu denken, das oberste Segment ist also das achte.

Fig. 71. Saturnia Carpini. Dunkelste Variation.

Fig. 72. Hellere Variation.

Fig. 73. Noch hellere Variation.

Fig. 74. Zweithellste Variation; das Schwarz tritt auf den Segmenten 9 und 10 noch mehr zurück, als auf 8.

Fig. 75. Hellste Variation.

Die **Figg. 76—80** sind nur der Raumersparniss halber in kleinerem Massstab gezeichnet, als die vorhergehenden und nachfolgenden; sollten sie entsprechend den übrigen vergrössert werden, so müssten sie sogar grösser als jene gehalten werden.

Fig. 76. Saturnia Carpini, ligurische Form; Segment 8, Stadium V.

Fig. 77. Dieselbe Form, das gleiche Segment in Stadium VI.

Figg. 78, 79 und **80.** Saturnia Carpini, deutsche Form. Dorsalansicht des achten Segmentes in Stadium V (dem letzten dieser Form).

Fig. 78. Dunkelste Variation.

Fig. 79. Hellere Variation.

Fig. 80. Hellste Variation.

Figg. 81—86. Saturnia Carpini, deutsche Form; Stad. IV. Das achte Segment in Seitenansicht bei sechs verschiedenen Variationen, von denen **Fig. 81** ausser dem grünen Stigmastreifen nur zwei kleine grüne Flecke an der Basis der beiden obern Warzen aufweist.

Fig. 82 zeigt die Flecken gewachsen und durch einen dritten hinter den Warzen vermehrt; zugleich ist der Afterfuss grün geworden.

Fig. 83. Zwei der drei noch grösser gewordenen grünen Flecken sind zusammengeflossen.

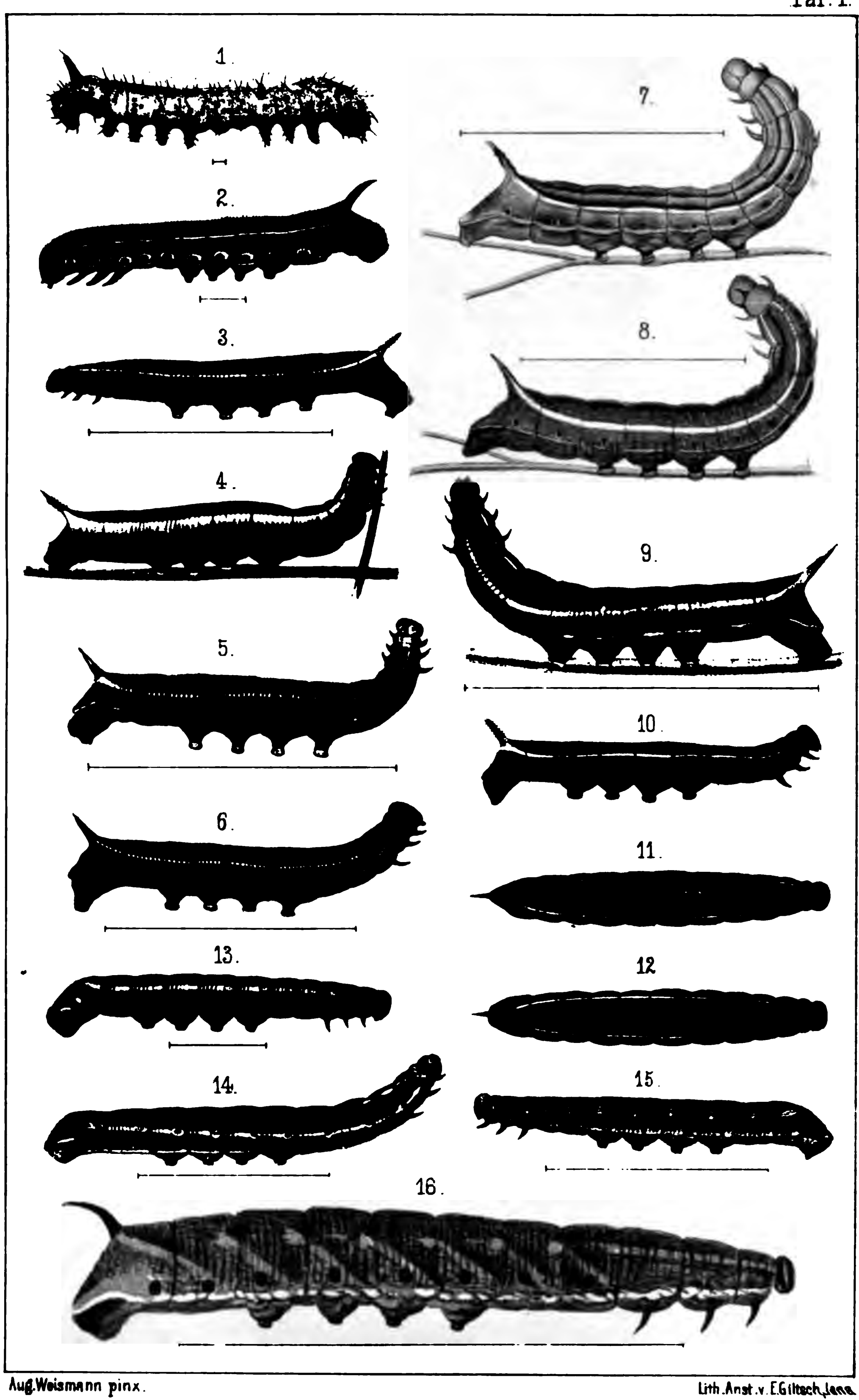
Fig. 84. Alle drei Flecken zusammengeflossen, aber hier wie auch in

Fig. 85 sind noch verschiedene Reste des ursprünglichen Schwarz als Grenzmarken zurückgeblieben.

Fig. 86. Hellste Variation.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

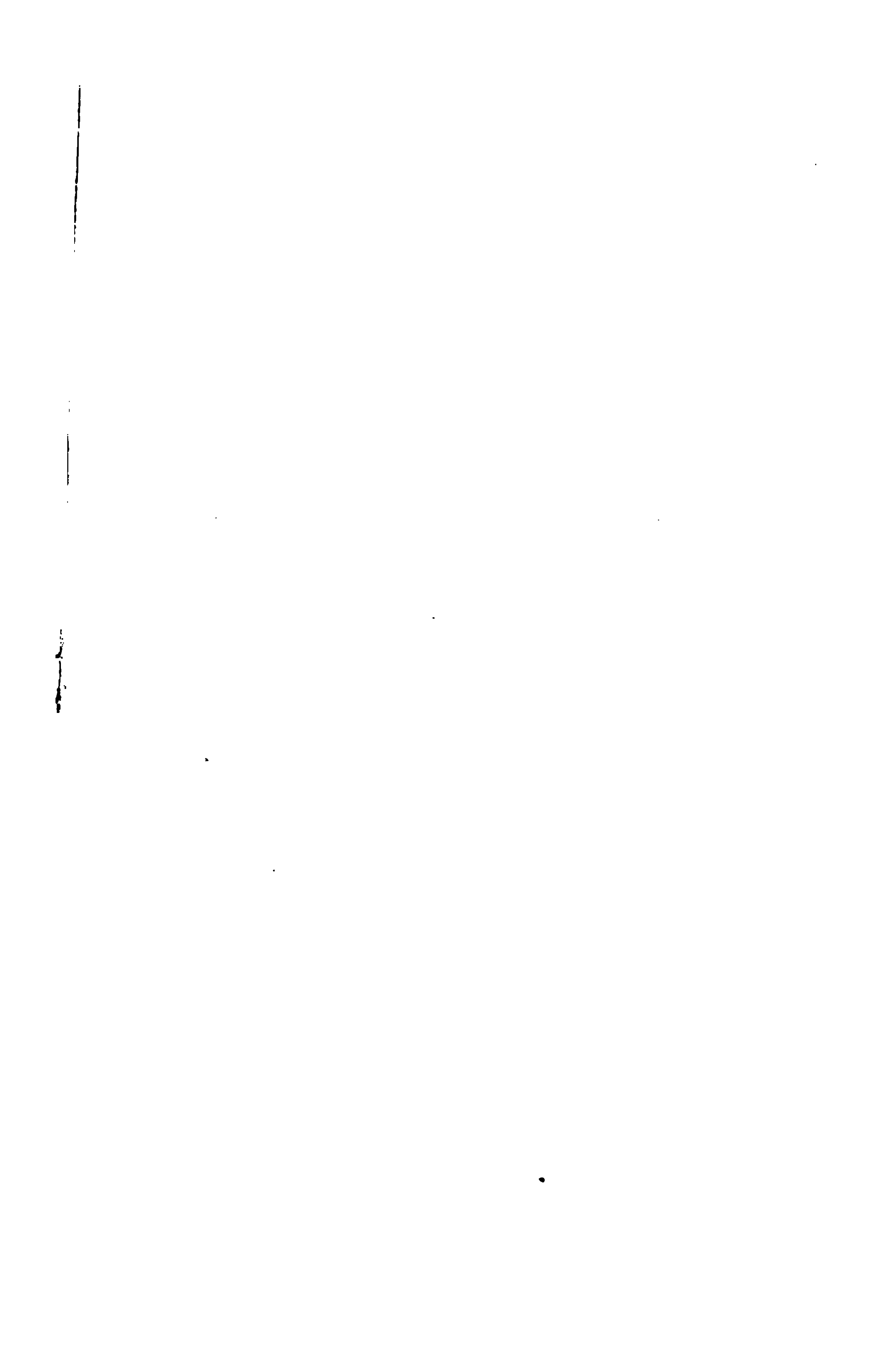
Taf. I.

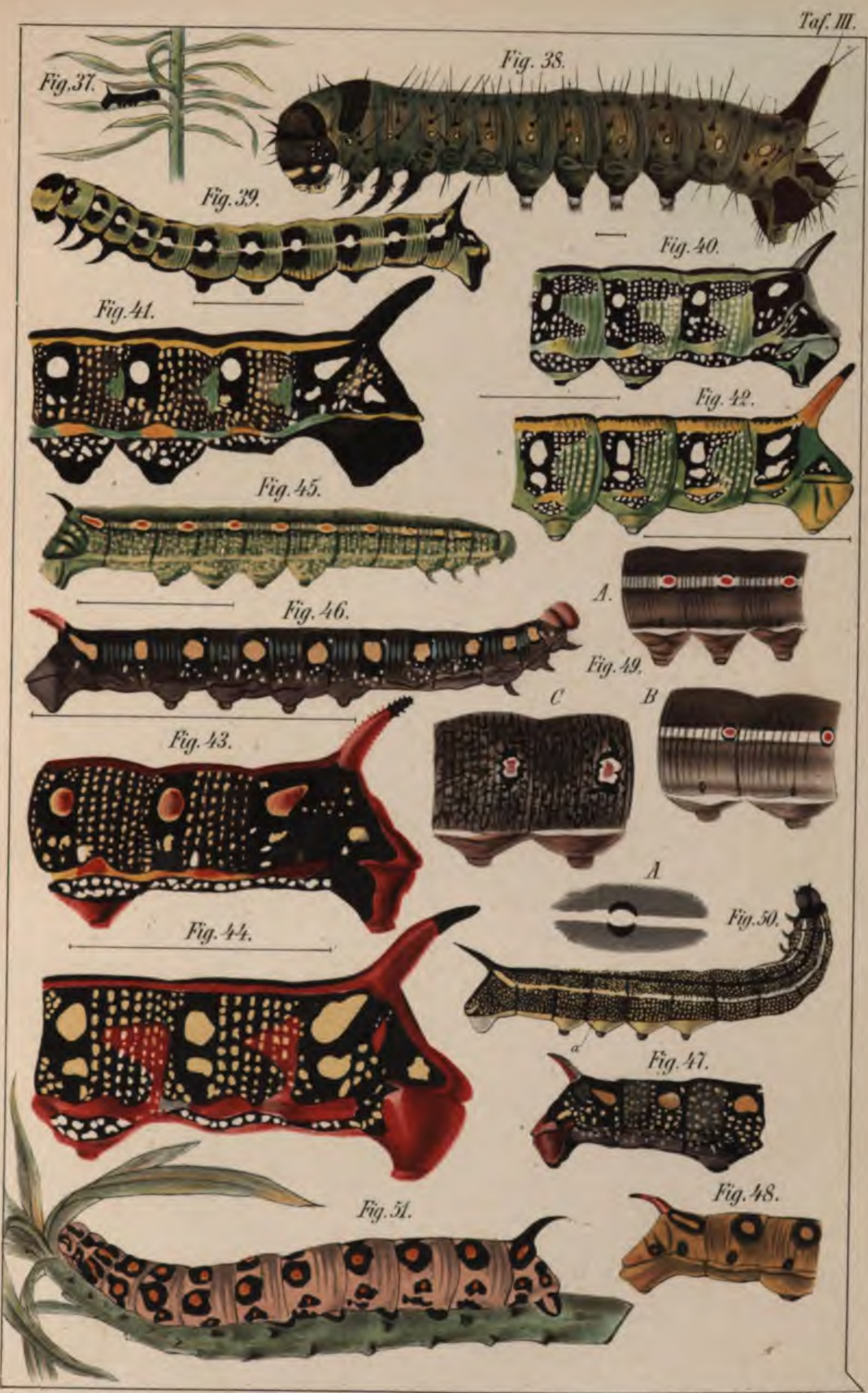


Aug. Weismann pinx.

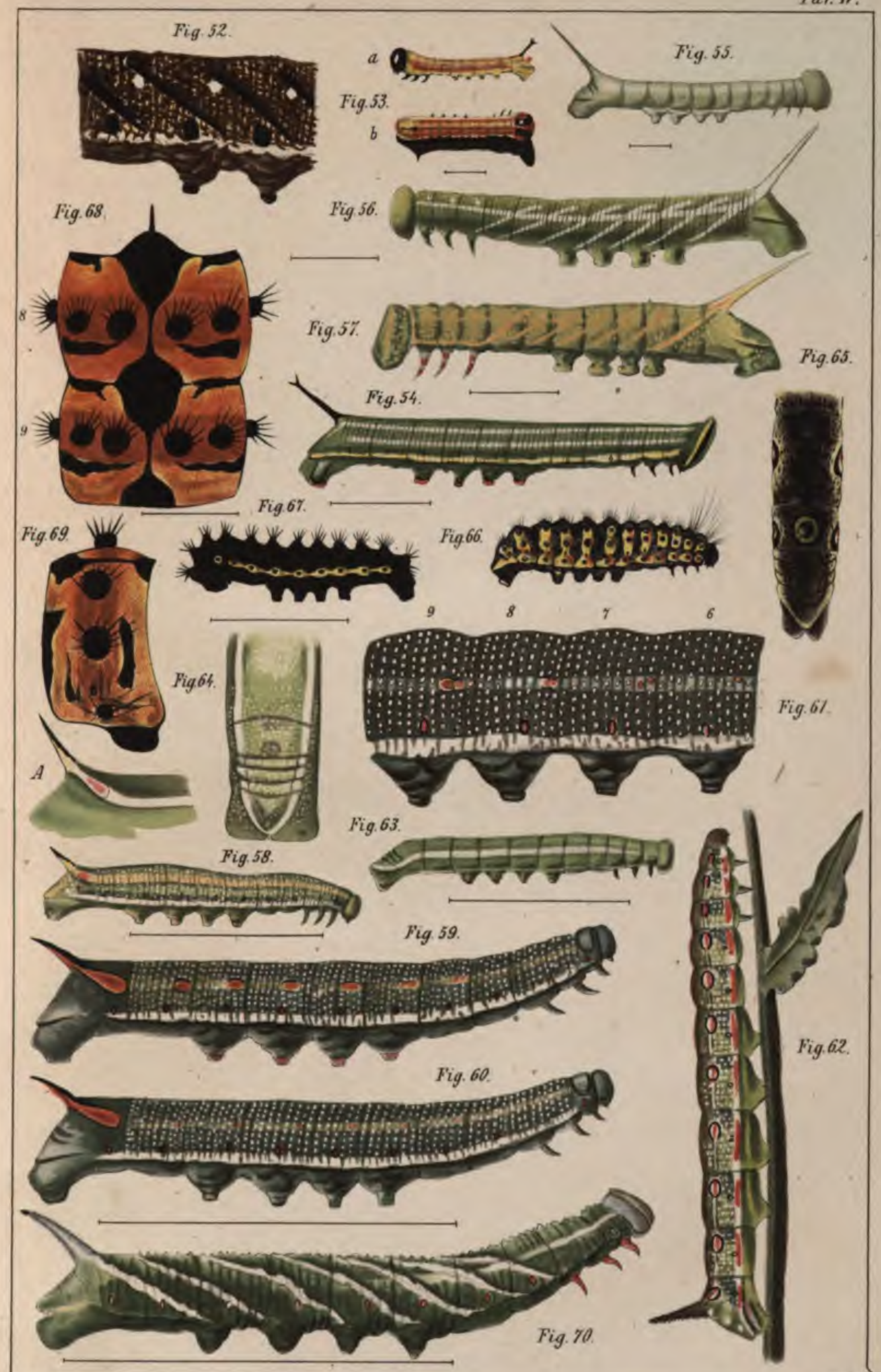
Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.


Taf. II.
17.
29.
24.
18.
25.
19.
26.
30.
27.
20.
31.
21.
A
32.
B.
22.
33.
34.
23.
A.
B.
36.
C.
28.
35.
D.
Aug.Weismann pinx.
Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.



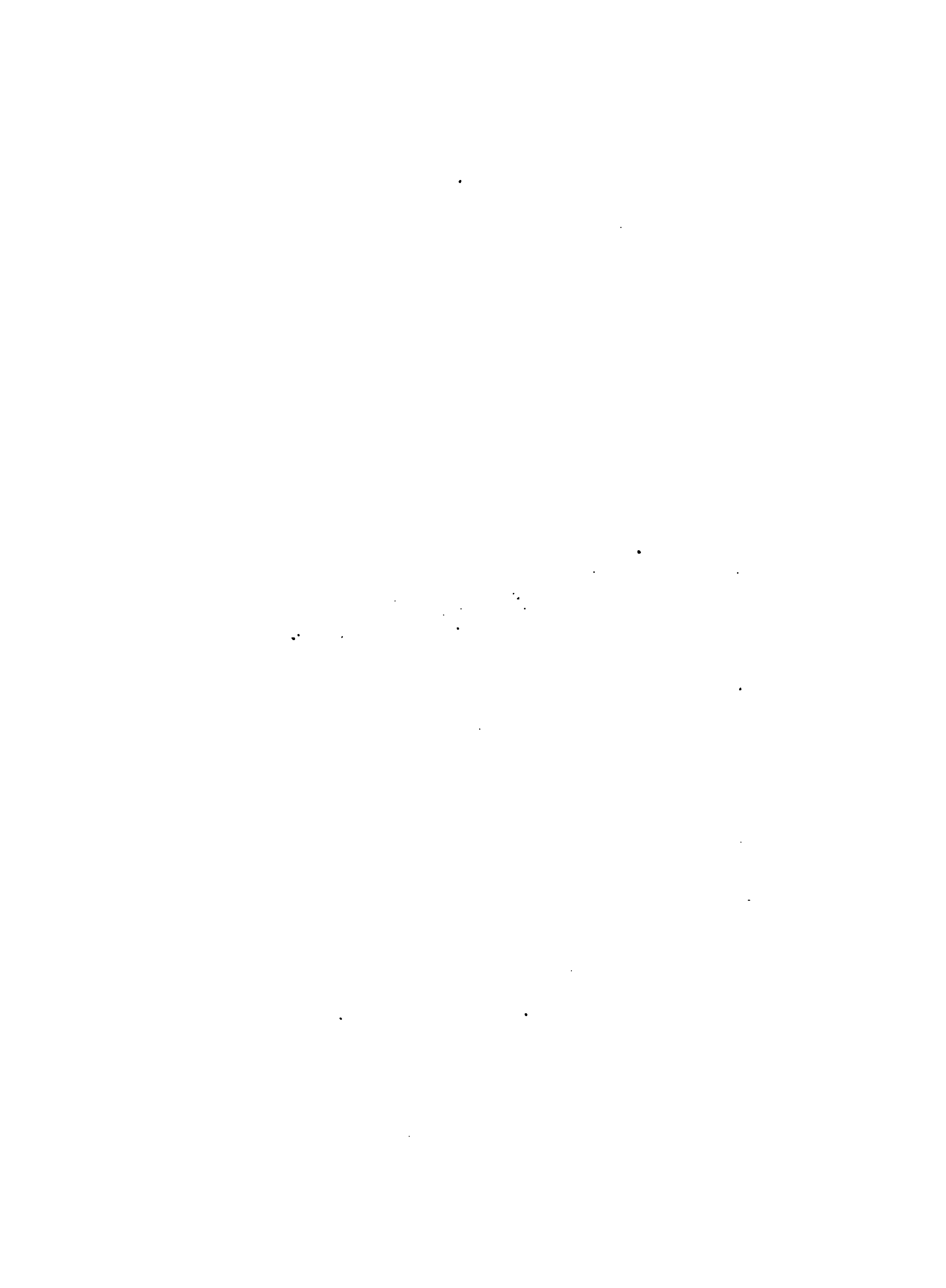

Taf. III.
Fig. 37.
Fig. 38.
Fig. 39.
Fig. 40.
Fig. 41.
Fig. 42.
Fig. 45.
A.
Fig. 46.
Fig. 49.
C
B
Fig. 43.
A
Fig. 50.
Fig. 44.
a
Fig. 47.
Fig. 48.
Fig. 51.
Aug. Weismann pinx.
Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

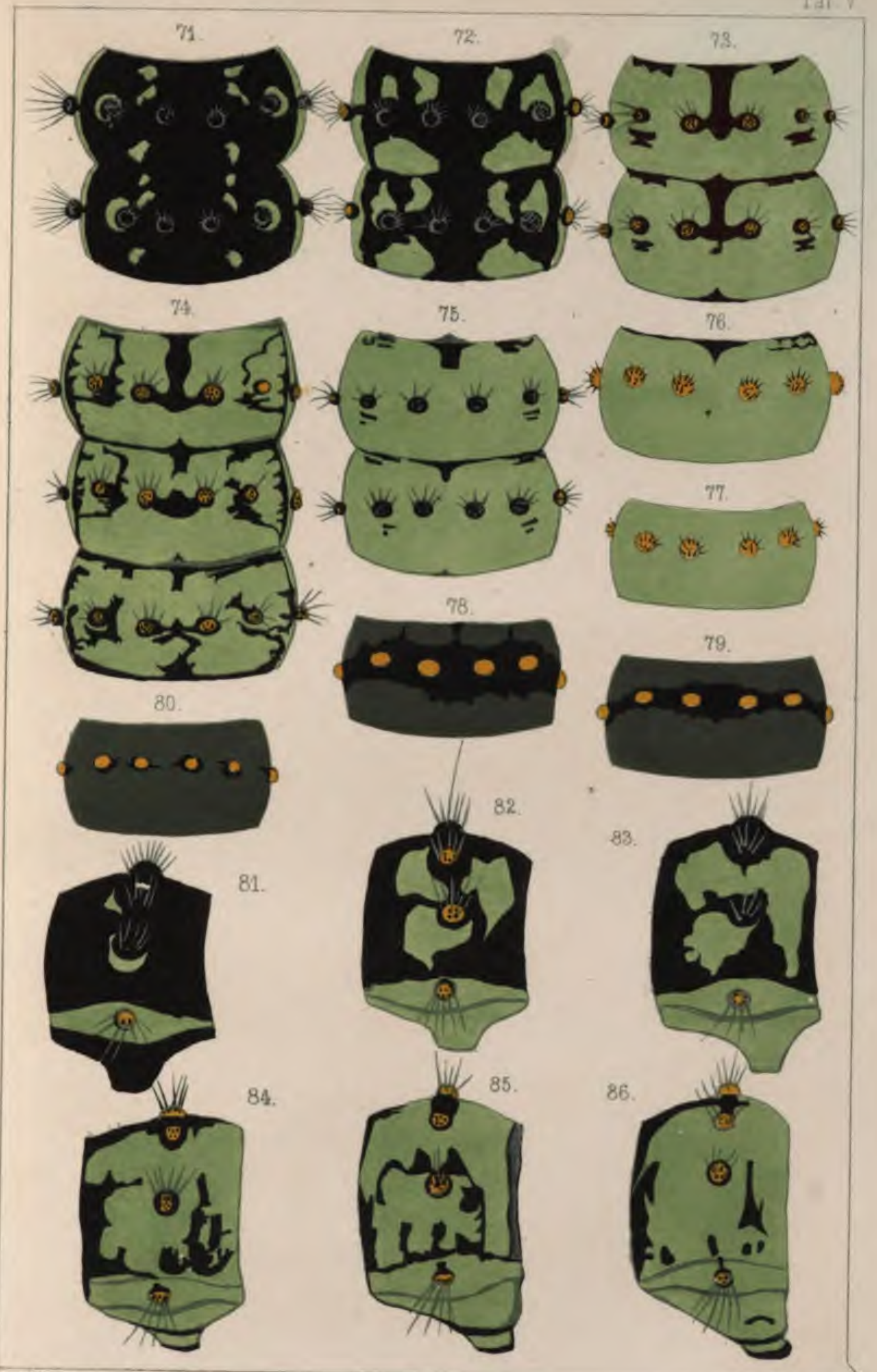
Taf. IV.



Aug. Weismann pinx.

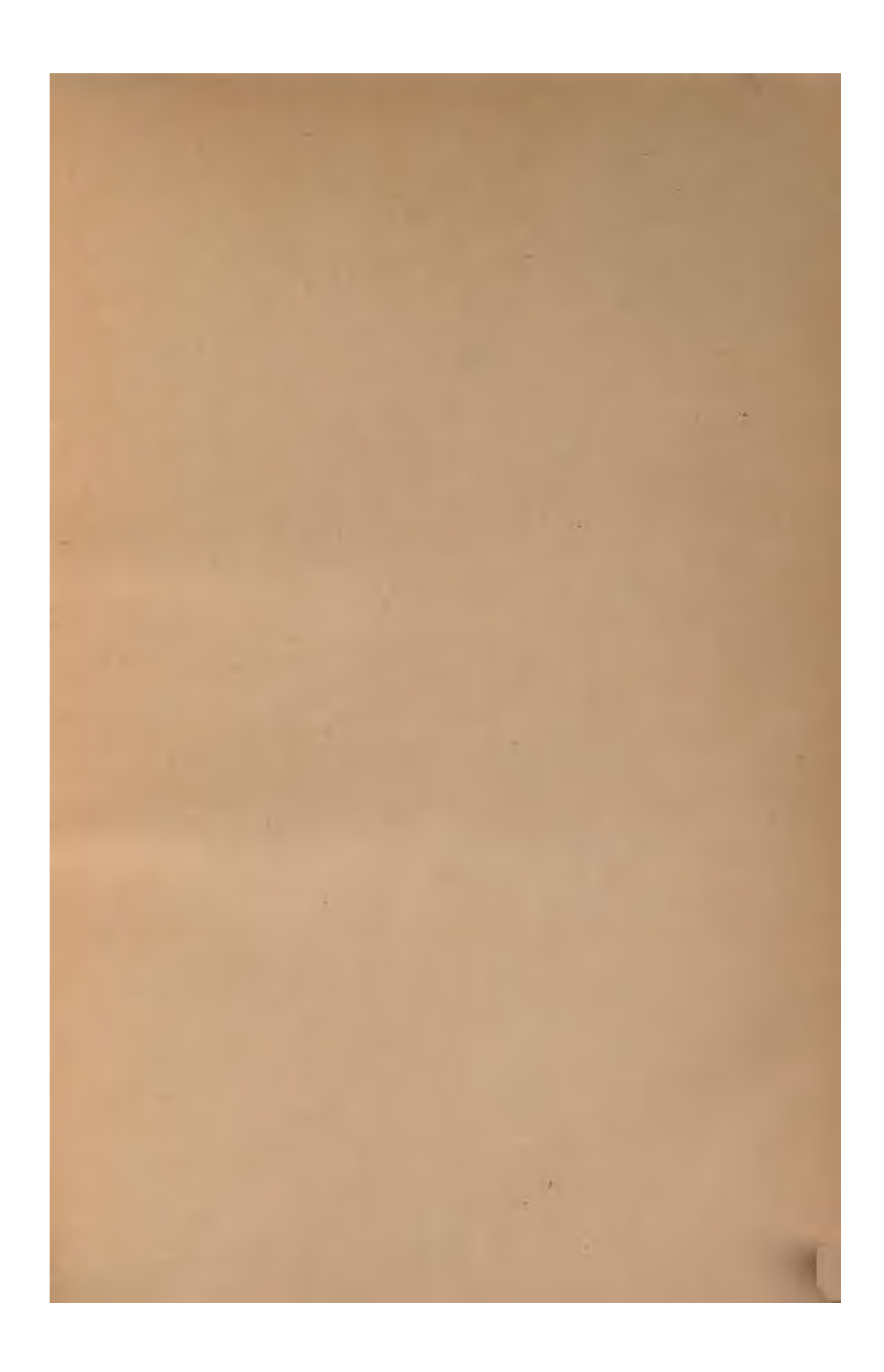
Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.



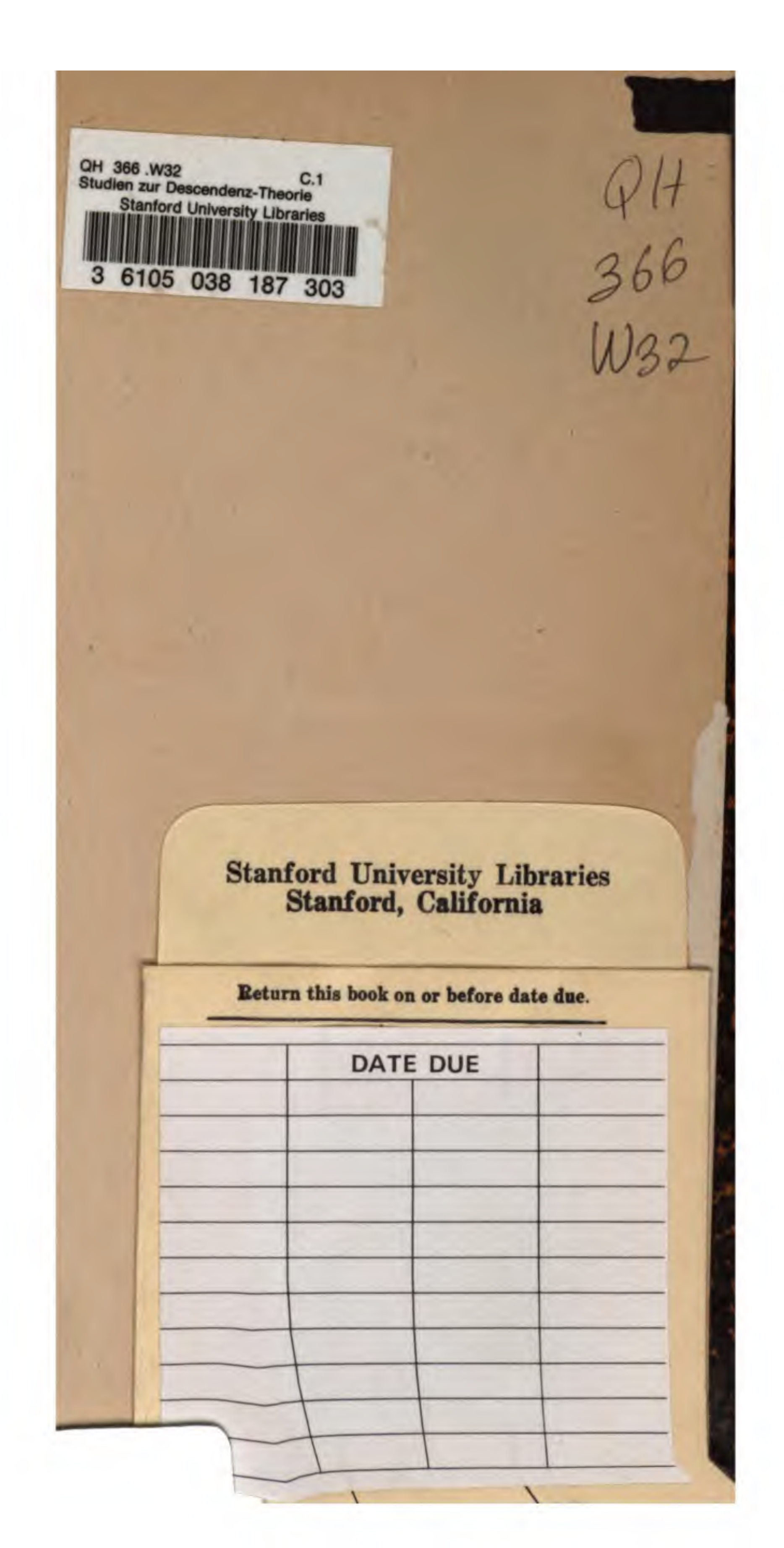


Aug. Weismann pinx.

Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.






QH 366 .W32
C.1
Studien zur Descendenz-Theorie
Stanford University Libraries
3 6105 038 187 303
QH
366
W32
Stanford University Libraries
Stanford, California
Return this book on or before date due.
DATE DUE

